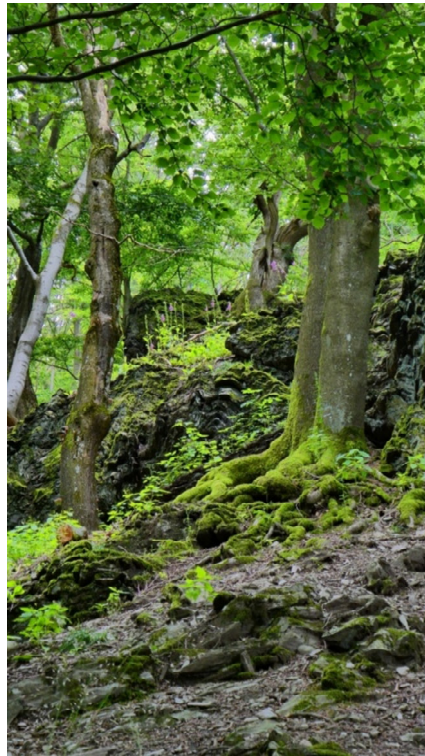


Abschlussbericht



**FAST: Fagus sylvatica im Trockenstress: Entwicklung von evolutionärem Management als
Anpassungsmaßnahme für den Klimawandel**

Projektlaufzeit: Aug. 2022 – Jan. 2026

Senckenberg Biodiversität und Klima Forschungszentrum (SBiK-F)

Prof. Markus Pfenninger (Projektleitung), Dr. Barbara Feldmeyer, Linda Eberhardt

1. Zusammenfassung

Die Rotbuche (*Fagus sylvatica*) ist die prägende Baumart der potenziell natürlichen Vegetation in Mitteleuropa und von überragender ökologischer sowie ökonomischer Bedeutung. Die zunehmenden Dürreperioden der letzten Jahre haben jedoch zu einem besorgniserregenden Vitalitätsverlust geführt. Das Projekt FAST untersuchte, inwieweit die genetische Anpassungsfähigkeit der Buche ausreicht, um mit dem rasanten Klimawandel Schritt zu halten, und welche Managementstrategien diese Anpassung fördern oder behindern.

Die zentralen Ergebnisse der genomischen Untersuchungen an hessischen Buchenbeständen sind ebenso überraschend wie ermutigend. Entgegen der bisherigen Annahme, dass evolutionäre Prozesse bei langlebigen Bäumen zu langsam für den aktuellen Klimawandel ablaufen, zeigt der Bericht:

- **Beschleunigte Evolution:** Es findet bereits jetzt eine massive natürliche Selektion statt. Die junge Generation (Naturverjüngung) unterscheidet sich genetisch bereits signifikant von der Altbaumschicht.
- **Hoher Selektionsdruck:** Die Studie dokumentiert Selektionskoeffizienten, die zu den höchsten jemals im Freiland gemessenen Werten gehören. Das bedeutet, dass Individuen mit Erbanlagen für Dürretoleranz derzeit einen massiven Überlebensvorteil haben.
- **Genetische Antwort:** Die Buche „antwortet“ unmittelbar auf die veränderten Umweltbedingungen. Während die alten Bäume noch unter Bedingungen keimten, die heute nicht mehr existieren, ist der Nachwuchs bereits auf das neue Klima „vorselektiert“.

Der Bericht stellt klar, dass die Widerstandsfähigkeit der Wälder nicht durch technische Eingriffe, sondern durch die Förderung natürlicher Prozesse erreicht wird.

- **Naturverjüngung fördern:** Die wichtigste Maßnahme ist die konsequente Nutzung der Naturverjüngung. Nur wenn Millionen von Keimlingen auf einer Fläche konkurrieren, kann die natürliche Selektion die fittesten Genotypen für den jeweiligen Standort auswählen.
- **Erhalt der genetischen Vielfalt:** Jede Form von Kahlschlag oder starker Ausdünnung, die die Samenproduktion unterbricht, schwächt das evolutionäre Potenzial des Waldes.
- **Sanfte Steuerung:** Ein resilientes Management sollte darauf abzielen, dürreempfindliche Individuen (die oft schon frühzeitig Schäden zeigen) vorrangig zu entnehmen, um den Anteil stresstoleranter Bäume in der nächsten Generation zu erhöhen.

Ein zentrales Ergebnis für Entscheidungsträger ist der wirtschaftliche Vergleich verschiedener Strategien.

- **Kostenvorteil Natur:** Die naturnahe Waldbewirtschaftung, die auf die Selbstregulation des Systems setzt, ist die wirtschaftlich günstigste Methode. Sie vermeidet die enormen Kosten für Pflanzmaterial, Zäunung und manuelle Pflege.
- **Risikominimierung:** Da sich die Naturverjüngung von Beginn an optimal an die lokalen Boden- und Lichtverhältnisse anpasst, ist das Risiko von Totalausfällen – wie sie bei Pflanzungen oft beobachtet werden – minimal.
- **Langfristige Wertschöpfung:** Resiliente Bestände sichern die Holzproduktion der Zukunft. Der Bericht zeigt, dass die evolutionäre Anpassung nicht nur das Überleben sichert, sondern auch das Wachstum unter Stressbedingungen stabilisiert.

Der Bericht warnt auf der Basis dieser Studie und der Literatur eindringlich vor drei häufig diskutierten Maßnahmen, die sich in den Simulationen und Feldversuchen als hochriskant oder schädlich erwiesen haben:

1. **Aufforstung mit Baumschul-Setzlingen:** Diese Pflanzen wurden unter Optimalbedingungen (Bewässerung, Düngung) gezogen. Sie haben die „harte Schule“ der natürlichen Selektion auf der Fläche nicht durchlaufen. Die Mortalitätsraten sind oft extrem hoch, und die genetische Basis ist im Vergleich zur Naturverjüngung winzig.
2. **Assistierte Migration:** Das Einbringen von Saatgut aus südlicheren, vermeintlich trockeneren Regionen birgt enorme Gefahren. Diese Herkünfte sind oft nicht an die lokalen Frostereignisse oder Tageslängen angepasst (Phänologie-Problem).
3. **Ersatz durch Fremdarten:** Der Versuch, die heimische Buche durch die Orientbuche (*Fagus orientalis*) oder Hybride zu ersetzen, ist zum Scheitern verurteilt. Im Projekt zeigten Hybride eine Überlebensrate von lediglich 4 %. Solche Ansätze führen zu einer genetischen Instabilität und zum Verlust lokaler Anpassungen.

Das im FAST-Projekt entwickelte Verfahren – die Kombination aus Genom-Analyse, Phänotypisierung durch Fernerkundung und evolutionärer Modellierung – ist ein mächtiges Werkzeug für die Forstplanung.

- **Transfer auf andere Arten:** Es ist dringend erforderlich, diesen Ansatz auf andere Schlüsselbaumarten wie Eiche, Tanne oder Edellaubholz zu übertragen. Nur so können wir verstehen, welche Arten „aus eigener Kraft“ überleben können und wo echtes Management nötig ist.
- **Günstige Vorsorge:** Die Kosten für die Ausweitung dieser Forschung sind im Vergleich zu den drohenden Verlusten durch Waldsterben und teure Fehlplanungen (Pflanzprogramme) marginal.
- **Politische Implikationen:** Die Ergebnisse fordern ein Umdenken in der Förderpolitik. Staatliche Mittel sollten weniger in die Subventionierung von Neupflanzungen fließen, sondern verstärkt in den Schutz natürlicher Prozesse und die Qualifizierung des Forstpersonals im Hinblick auf evolutionäres Management.

Der Wald ist kein statisches Museum, sondern ein dynamisches System. Der Abschlussbericht FAST belegt, dass wir die Krise der Buche am besten bewältigen, indem wir der Natur die Regie überlassen. Die Buche passt sich an – wir müssen ihr lediglich den Raum und die Zeit dafür geben. Ein evolutionär orientiertes Management ist der einzige wissenschaftlich fundierte Weg zu einem dauerhaften Erhalt unserer Waldökosysteme, der gleichzeitig ökonomisch vernünftig ist.

2. Inhaltsverzeichnisse

1 Zusammenfassung.....	2
2 Inhaltsverzeichnisse.....	4
3 Fragestellung des Projektes.....	6
3.1. Stand der Forschung.....	6
3.2 Bedeutung des Projektes für Hessen	7
3.3 Struktur des Projektes	7
3.4 Ziel des Projekts.....	8
4 Arbeitspakete	8
4.1 AP1 Quantifizierung laufender natürlicher Selektion	9
4.2 AP2 Interaktionen von lokaler Anpassung anderer Merkmale mit der Dürretoleranz.....	25
4.3 AP3 Auswirkung von Dürre auf den Jungwuchs in Abhängigkeit vom Genotyp	30
4.4 AP4 Modellierung der Auswirkung verschiedener Managementmaßnahmen auf die Evolution von Dürretoleranz und Wachstum.....	39
5 Diskussion und Bewertung der Projektergebnisse.....	51
6 Handlungsempfehlungen	55
7 Fazit, Ausblick und Forschungsbedarf	56
7.1 Fazit	56
7.2 Ausblick.....	57
7.3 Forschungsbedarf.....	57
8 Zusammenfassung für Entscheider: Die Zukunft unserer Buchenwälder sichern	58
9 Akzessorische Projekte	59
10 Literaturverzeichnis	60
11 Anhang.....	64

Abbildungsverzeichnis

Abbildung 1. Projektstruktur.	8
Abbildung 2 Sammelpunkte, Altersklassen und Klima.....	13
Abbildung 3. Verteilung der Klimanische.	14
Abbildung 4. Populationsgenetische Parameter.....	15
Abbildung 5. Selektionssignale.....	16
Abbildung 6. Selektionsstärke.	18
Abbildung 7. Strukturierte Gleichungsmodellierung.....	19
Abbildung 8. Lokale Anpassung von Merkmalen.	27
Abbildung 9. Merkmalskorrelationen.	28
Abbildung 10. Abnahme der Kopplung mit der physischen Distanz im Genom in Basenpaaren.	28
Abbildung 11. Überlebensdauer der Keimlinge.	31
Abbildung 12. Beziehung gemessener Merkmale zur Überlebenszeit.	33
Abbildung 13. Manhattan-Plot der negativen Logarithmen der Outlier-Wahrscheinlichkeit.	35
Abbildung 14. Managementmaßnahmen und Simulationskonzept.	40
Abbildung 15. Geographische und klimatische Positionen der simulierten Populationen.....	42
Abbildung 16. Zeit bis zur Erntereife.....	44
Abbildung 17. Kohortengröße bei Erntereife.....	46
Abbildung 18. Evolution der Dürresistenz.	48
Abbildung 19. Veränderung der genetischen Variabilität.....	49

Tabellenverzeichnis

Tabelle 1. Erwartung der Umweltkorrelation im Falle lokaler Anpassung.....	26
Tabelle 2. Zeit bis zur Ernte	45
Tabelle 3. Tukey-Mehrfachvergleich der Behandlungsmittelwerte für die Zeit bis zur Ernte.	45
Tabelle 4. Kohortengröße bei der Ernte.....	47
Tabelle 5. Tukey-Mehrfachvergleich der Behandlungsmittelwerte für die Ernte der Kohortengröße.	47
Tabelle 6. Veränderung der Trockenresistenz gegenüber der Elterngeneration.....	47
Tabelle 7. Tukey-Mehrfachvergleich der Behandlungsmittelwerte für die Veränderung der Trockenresistenz.	48
Tabelle 8. Veränderung der genetischen Variabilität.....	49
Tabelle 9. Tukey-Mehrfachvergleich der Behandlungsmittelwerte für die Veränderung der genetischen Variabilität.....	50
Tabelle 10. Handlungsempfehlungen des Projektes.....	56

3. Fragestellung des Projektes

3.1. Stand der Forschung

Wälder sind die Grundlage des globalen Kohlenstoffkreislaufs und der Klimaregulierung (Psistaki et al., 2024). Der zunehmende evolutionäre Druck durch den Klimawandel verändert jedoch rapide ihre Struktur und Funktion (Keenan, 2015). Dies führt zu Nischenverschiebungen und physiologischen Diskrepanzen (Astigarraga et al., 2024; Illés & Móricz, 2022; Rosenblad et al., 2023), die dazu führen könnten, dass Wälder von Kohlenstoffsenken zu Kohlenstoffquellen werden (Albrich et al., 2023; Nath et al., 2024). Folglich hängt der Fortbestand dieser Ökosystemleistungen von der Fähigkeit der Waldbäume ab, sich an veränderte Bedingungen anzupassen.

Für langlebige Schlüsselarten wie *Fagus sylvatica* (Europäische Buche, im Folgenden einfach „Buche“) ist die zentrale Frage nicht mehr, ob sie betroffen sind, sondern ob ihre Evolutionsmechanismen mit einer Umwelt Schritt halten können, die sich schneller verändert als ihre Generationszeit (Leites & Benito Garzón, 2023). Als anisohydrische Art reagiert die Buche besonders empfindlich auf Trockenheit, da sie auch bei Wasserstress ihre Spaltöffnungen offen hält, was das Risiko einer Xylemembolie und eines hydraulischen Versagens erhöht (Pflug et al., 2018). Bei Buchen äußerte sich die lang anhaltende Dürre 2018/19, gepaart mit außergewöhnlicher Hitze des Sommers 2018 durch eine erhöhte Kronenverlichtung (Paar und Dammann 2019), verfrühte Entwicklung von Herbstlaub (Schuldt et al. 2020) oder Braunfärbung der Blätter (Rohner et al. 2021) sowie eine höhere Absterberate (Paar und Dammann 2019, Schuldt et al. 2020). Bei der Rotbuche wurde weiterhin die Missbildung und dadurch das verfrühte Abwerfen von Bucheckern beobachtet (Nussbaumer et al. 2020). Die langfristigen Folgen sind die Anfälligkeit der trockenheitsanfälligen Rotbuchen für Sekundärschäden sowie deren Absterben. Aufgrund des Risikos für Käferbefall (insbesondere Borkenkäfer) werden auch viele geschädigte Rotbuchen vorsorglich gefällt. Neben diesem ökonomischen Schaden entstehen weitere Kosten für die Abfuhr des Holzes, das zur Wegesicherung und Eindämmung von Schädlingen verarbeitet und abtransportiert werden muss (BMEL 2019). Spätfolgen von Dürrejahre sind wahrscheinlich, da sich die Bäume z.T. nicht erholen können und aufgrund der Schädigungen erst in den Folgejahren absterben oder mit Sekundärinfektionen befallen werden können (Schuldt et al. 2020). Das großflächige Absterben von Rotbuchen ist insbesondere ein ökologischer Verlust. So können Buchenwälder abhängig von ihrem Standort und dem Klima mehr als 6000 verschiedene Tierarten beherbergen (Muck et al. 2009). Buchenwälder sind in Deutschland die natürliche Vegetation (Muck et al. 2009). In Deutschland steht gut ein Viertel des weltweiten Rotbuchenbestands (HMWK ohne Jahr). Aufgrund der in Wäldern ablaufenden biogeophysichen, hydrologischen und atmosphärischen Prozesse können sie als Kohlendioxidsenken fungieren und damit zur Klimawandelminderung beitragen (Bonan 2008). Dazu sind Buchenwälder gerade in Hessen ein relevanter Wirtschaftsfaktor. Eine weitere gesellschaftlich relevante Ökosystemleistung der Wälder ist das Bereitstellen eines vielgenutzten Erholungsraumes.

Zwar wurde die introgressive Hybridisierung mit *Fagus orientalis* als Mechanismus für den Erwerb von Allelen für Trockenheits- und Hitzebeständigkeit durch die Buche vorgeschlagen, doch scheint das Potenzial für eine solche evolutionäre Rettung begrenzt zu sein; hybride Nachkommen weisen eine Überlebensrate von nur 4 % auf, was wahrscheinlich auf eine verminderte Fitness zurückzuführen ist (Stefanini et al., 2025). Angesichts dieser begrenzten Möglichkeit für einen vorteilhaften interspezifischen Genfluss muss sich die Anpassungsfähigkeit der Art auf ihre bestehende Diversität stützen. Die Existenz solcher genetischer Varianten wurde während der Dürre-Sommer 2018/19 nachgewiesen, die sehr unterschiedliche Reaktionen einzelner Bäume auf Wasserstress zeigten und deutlich machten, dass die Trockenresistenz der Buche ein polygenes Merkmal ist, das erhebliche intraspezifische Variationen aufweist (Pfenninger et al., 2021). Traditionell wird die hohe Anpassungsfähigkeit von Waldbäumen auf ihre große effektive

Populationsgröße, den hohen Genfluss, die polygenen Architekturen und die sich überschneidenden Generationen zurückgeführt, die als Reservoirs für genetische Vielfalt dienen (Kremer et al. 2025). Die Wirksamkeit dieser Reaktion wird jedoch kritisch hinterfragt. Bei Arten wie der Buche deuten Hinweise darauf hin, dass eine starke phänotypische Plastizität das Risiko einer Fehlanpassung durch genomischen Offset verschleiern kann, wobei komplexe polygene Architekturen das Tempo der schnellen Selektion verlangsamen (Müller et al. 2024).

Zusammengefasst führt der Klimawandel durch Temperatur- und Niederschlagsveränderungen sowie eine Zunahme extremer Wetterereignisse wie Dürren zu einer erhöhten Belastung der europäischen Wälder. Angesichts dieser Veränderungen bleibt unklar, wie Wälder am besten geplant und bewirtschaftet werden sollten, um die künftige Widerstandsfähigkeit der vielfältigen Funktionen, die sie erfüllen, zu gewährleisten bzw. wiederherzustellen.

3.2 Bedeutung des Projektes für Hessen

„Hessen ist ein Buchenland“ (HMWK 2015). Seit 2011 sind in Deutschland fünf Buchenwaldgebiete auf der UNESCO-Weltnaturerbe-Liste verzeichnet. Darunter der Nationalpark Kellerwald-Edersee in Hessen. Das Projekt FAST sollte zu den Zielen der Waldstrategie 2020 (BMELV 2011) beitragen, indem es das Potential der heimischen Rotbuche für an den Klimawandel angepasste natürliche Sukzession bzw. aktive evolutionäre Managementmaßnahmen untersucht und daraus Handlungsempfehlungen für die forstliche Praxis ableitet. Damit trägt das Projekt zum Handlungsfeld 1 Klimaschutz und Klimaanpassung bei.

Der Integrierte Klimaschutzplan Hessen 2025 identifiziert „überdurchschnittliche Anpassungserfordernisse im Bereich des Waldumbaus“ und in Hessen erhebliche Auswirkungen des Klimawandels, insbesondere durch erhöhte Mitteltemperaturen und der Zunahme von Trockenstress. Die populationsgenomischen Untersuchungen sollten die weitere Maßnahme „Identifikation und Bereitstellung von geeigneten Sorten“ abdecken und tragen zur weiteren Maßnahme „Klimasensitive Forstwirtschaft mit Breitenwirkung“ bei (Arbeitspakete 1-3).

Der Deutsche Verband Forstlicher Forschungsanstalten geht in seinem Positionspapier vom 09.09.2019 ebenfalls auf die Trockenheit ein und empfiehlt „neben der Pflanzung oder der Saat auch die standortgerechte Naturverjüngung einzubeziehen“ (DVFFA 2019). Diese Möglichkeit wurde im Projekt intensiv untersucht. Weiterhin empfiehlt er Mischbestände für die Waldentwicklung, dabei sollen Baumarten und Herkünfte gewählt werden, „die nach heutigem Stand des Wissens geeignet sind, sowohl mit dem herrschenden, als auch dem künftigen Klima gerecht zu werden“ (DVFFA 2019). Das Einbeziehen neuester Methoden wie der Genomsequenzierung und eine gestärkte Forschung sind ebenfalls nötig, um Erkenntnisse aufzubauen und den Einfluss klimawandelbedingter Faktoren auf Wälder zu erfassen (DVFFA 2019).

3.3 Struktur des Projektes

Das Projekt wurde in vier Arbeitspakete eingeteilt. Die ersten beiden Arbeitspakete sollten an 24 verschiedenen Standorten in ganz Hessen durchgeführt werden. Die Standorte wurden so gewählt, dass sie die Varianz in den Standortbedingungen hinsichtlich Höhe, Exposition, geologischer Untergrund, Dürrepotential, Klima etc. maximieren.

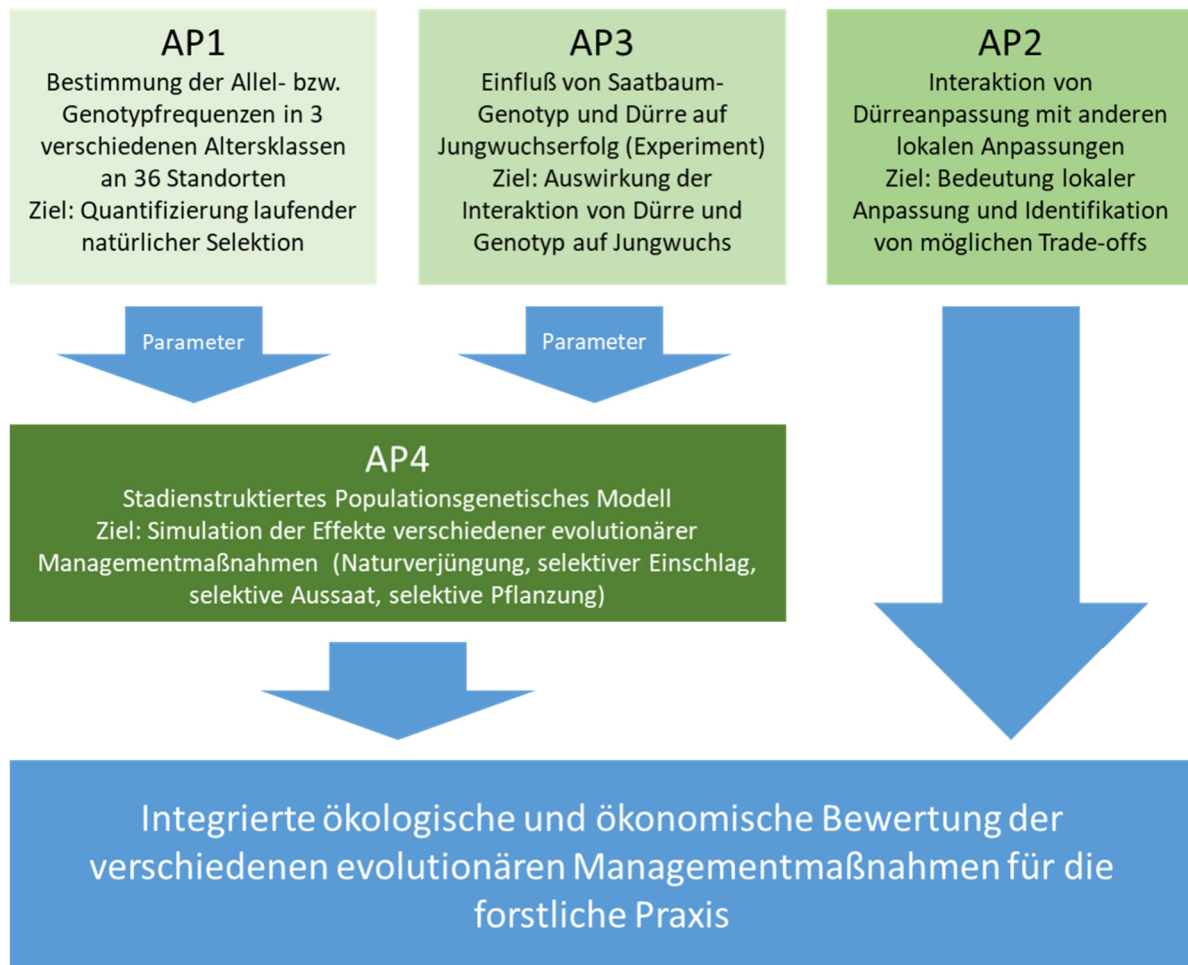


Abbildung 1. Projektstruktur.

3.4 Ziel des Projekts

In diesem Projekt sollte ein praxisorientiertes evolutionäres Management für diese Art entwickelt werden. Ziel dieses Managements ist es, den Anteil dürreresistenter Buchen in den hessischen Wäldern zu erhöhen und damit die Funktion der Buchenwälder für Ökologie, Ökonomie und Gesellschaft langfristig zu erhalten. Dazu sollte die Effizienz verschiedener Maßnahmen zur Steigerung des Anteils dürreresistenter Buchen in hessischen Wäldern mit populationsgenomischem Monitoring, Experimenten und Modellierung evaluiert werden, um aus den Ergebnissen Handlungsempfehlungen für die Forstpraxis und die Politik zu generieren. Dieses Projektziel wurde vollumfänglich erreicht.

4. Arbeitspakete

Da die einzelnen Arbeitspakete (AP) zum Teil mit sehr unterschiedlichen Methoden bearbeitet wurden, werden zum besseren Verständnis die jeweiligen Materialien und Methoden direkt bei den Ergebnissen der jeweiligen Arbeitspakete dargestellt, ebenso wie ggf. Abweichungen vom Projektantrag. Die AP-spezifischen Ergebnisse werden ebenfalls direkt im Anschluss diskutiert.

4.1 AP1 Quantifizierung laufender natürlicher Selektion

4.1.1 Projektziele AP1.

Ziel dieses AP war es, festzustellen, ob Selektion auf Dürresistenz bereits aufgrund des sich verändernden Klimas im Gange ist und wie stark sie ausfällt. Bei einer natürlichen Selektion sollte der Anteil der trockenresistenten Individuen durch sukzessiven Ausfall von dürreempfindlichen Individuen mit dem Alter zunehmen. Die Ergebnisse des AP sollten in erster Linie dazu dienen, die Modellierungen realistisch zu parametrisieren.

Langlebige Organismen bieten eine einzigartige Gelegenheit, verschiedene Generationen als „lebende Archive“ in der realen Welt zu vergleichen und die tatsächliche Selektion zu testen, die bereits als Reaktion auf den Klimawandel vor Ort stattgefunden hat. Da die Selektion bei Waldbäumen in der frühen Etablierungsphase am stärksten ist (Gauzere et al., 2016), ermöglicht die Analyse aufeinanderfolgender Altersklassen am selben Standort die Beobachtung der Auswirkungen des Klimawandels in einem „Quasi-Zeitreihen“-Experiment. Aufgrund der langen Lebensdauer von Bäumen ermöglicht die Probenahme aus unterschiedlich alten Klassen die Bewertung der selektiven Auswirkungen des sich erwärmenden Klimas der 1980er Jahre und des aktuellen Klimas, das 1,1 °C über dem vorindustriellen Niveau liegt (Bilgili et al., 2024), im Vergleich zum kühleren Klima des frühen 20. Jahrhunderts. Die vielgenutzte Alternative dazu, „Common Garden“ Experimente, können zwar die potenzielle Leistungsfähigkeit unter zukünftigen Klimabedingungen testen, die genomischen Reaktionen der Populationen in freier Wildbahn ohne historische Proben aber nicht in Echtzeit verfolgen (Sigwart et al., 2025). Aufbauend auf diesem natürlichen Versuchsrahmen wollten wir in AP1 folgende konkrete Fragen beantworten: 1) Inwieweit reagieren Buchenpopulationen bereits auf den aktuellen Klimawandel, wie genomweite Selektionssignale belegen? 2) Können beobachtete Selektionssignale in Buchen mit klimabedingtem Umweltstress in Verbindung gebracht werden? 3) Welche Gene sind an der Anpassung an den Klimawandel beteiligt? Schließlich integrieren wir diese empirischen Erkenntnisse in Vorhersagemodelle, um die Anpassungsentwicklung der Europäischen Buche unter zukünftigen Klimaszenarien zu prognostizieren.

In Abweichung vom Projektantrag haben wir mehr (43 anstatt 36) Standorte untersucht und die Untersuchungen nicht nur mit einer Auswahl von genomischen Loci, sondern mit dem gesamten Genom durchgeführt. Dadurch waren tiefergehende Analysen und in der Folge auch zuverlässigere Schlussfolgerungen möglich.

4.1.2 Material und Methoden

Untersuchungspopulationen

Wir wählten 43 ausgewachsene, von Buchen dominierte Bestände mit Schwerpunkt Hessen aus, basierend auf klimatischer Vielfalt und dem Vorhandensein natürlicher Verjüngung in allen Zielwachstumsklassen (Abb. 1(a)). An jedem Standort haben wir drei verschiedene Wachstumsklassen beprobt, um eine Quasi-Zeitreihen zu erstellen: Jungwuchs (JU: <1 m Höhe), Stangenholz (SH: 10–20 cm Brusthöhendurchmesser (BHD), ca. 20 m Baumhöhe) und ausgewachsene Kronenbäume (BA: >50 cm BHD) (Abb. 1(b)). In Anlehnung an demografische Modelle (Genet et al., 2010) entsprechen diese Klassen den Zeitfenstern für die Etablierung von Bäumen in den Jahren 2000–2020, 1975–1995 bzw. 1910–1930. Um Verwandtschaftsverzerrungen zu minimieren, wurden die untersuchten Individuen in einem Abstand von mindestens 30 m voneinander ausgewählt und wiesen keine Anzeichen von mechanischen oder pilzbedingten Schäden auf. An jedem Standort wurden 48 Bäume pro Wachstumsklasse beprobt (S1). Von jedem einzelnen Baum wurden 5–10 voll entwickelte Blätter von den unteren Ästen gesammelt, 30 Minuten lang bei 50 °C getrocknet und bis zur DNA-Extraktion bei -20 °C gelagert.

DNA-Extraktion, Erstellung von Pools und Sequenzierung

Die DNA wurde aus 12,5 mm² großen Blattscheiben mit dem NucleoMag Plant Kit (Macherey Nagel, Düren, Deutschland) extrahiert. Für jeden Standort und jede Altersklasse wurden Blattproben von 48 Individuen pro Standort und Wachstumsklasse für die DNA-Extraktion gepoolt. Die Sequenzierungsbibliotheken (450 bp Insertgröße) wurden von Novogene (Cambridge, Großbritannien) vorbereitet und auf der Illumina NovaSeq 6000-Plattform (150 bp Paired-End) mit einer Zieltiefe von 40X pro Pool sequenziert. Die Rohsequenzdaten sind über das European Nucleotide Archive (ENA) unter der Zugangsnummer PRJEB64934 verfügbar.

Datenverarbeitung und Mapping

Nach einer ersten Qualitätskontrolle mit FastQC (Andrews, 2010) wurden die Reads mit Trimmomatic v0.3.9 (Bolger et al., 2014) getrimmt, mit PEAR v.0.9.11 (Zhang et al., 2014) zusammengeführt und mit BWA-MEM v.0.7.17 (Li & Durbin 2009) an das Referenzgenom (Mishra et al., 2022) angeglichen. Die Nachbearbeitung nach dem Alignment, einschließlich Sortieren, Zusammenführen und Entfernen von Duplikaten, wurde mit SAMtools v.1.10 (Danecek et al. 2021) und Picard v.2.20.8 (Broad Institute) durchgeführt. Wir schlossen Wiederholungsbereiche mit BEDtools v.2.28.0 (Qinlan & Hall 2010) aus und filterten nach einer minimalen mittleren Abdeckung von 18X pro Pool. Die endgültigen Qualitätsmetriken wurden mit Qualimap v.2.2.1 (García-Alcalde et al., 2012) generiert, bevor die Alignments mit SAMtools v.1.10 (Danecek et al. 2021) in das mpileup-Format konvertiert wurden. Die Toolbox Popoolation2 (Kofler et al. 2011) wurde verwendet, um das mpileup-Format in das Sync-Dateiformat zu konvertieren und Indels zu entfernen. Aus der Sync-Datei, in der die rohen Lesewerte gespeichert sind, wurde ein benutzerdefiniertes Python-Skript implementiert, um die Daten in Allelfrequenzen relativ zum Referenzallel zu konvertieren. Das Skript filtert den Datensatz nach Qualität und Repräsentativität und behält SNPs mit einer Mindestdiefe von 15X pro Pool, einer Minor-Allelfrequenz (MAF) > 0,1 und < 25 % fehlenden Daten bei. Um die Markerunabhängigkeit sicherzustellen und die Auswirkungen des Linkage-Ungleichgewichts zu mildern, haben wir 10.000 zufällige Positionen mit einem Mindestabstand von 50 kb als Teilmenge ausgewählt.

Klima während der Etablierung der Wachstumsklassen.

Um die klimatischen Veränderungen zu charakterisieren, denen die drei Baumkohorten ausgesetzt waren, haben wir monatliche Niederschlags- und Temperaturdaten (1901–2022) vom Deutschen Wetterdienst (DWD) abgerufen. Eine Hauptkomponentenanalyse (PCA) wurde mit dem R-Paket stats v.3.6.2 für skalierte und zentrierte Klimavariablen durchgeführt. Anschließend wurde ein bayesscher gepaarter t-Test mit Bayesian First Aid v.0.1 (Bååth, 2014a) verwendet, um die Unterschiede in den mittleren PC1-Werten über die drei Etablierungszeiträume hinweg zu bewerten: BA (1910–1930), SH (1975–1995) und JU (2000–2020). Für die nachgelagerten Genomanalysen wurden die Standorte anhand der PC1-Werte aus dem JU-Zeitraum in Quartile (Q1–Q4) eingeteilt, die einen Gradienten von kalten/feuchten (Q1) bis warmen/trockenen (Q4) Bedingungen darstellen.

Physiologischer Stress mittels Fernerkundung

Der physiologische Stress am Boden wurde anhand des Canopy Moisture Stress Index (MSI) bewertet, der aus ESA Sentinel-2 Level-2-Bildern (10 m Auflösung) über den Sentinel Hub Earth Observation Browser (Sinergise Solutions d.o.o., EO Browser, n.d.) abgeleitet wurde. Der MSI wurde als Verhältnis der Reflexion im kurzwelligen Infrarotbereich (SWIR, 11) zum nahen Infrarotbereich (NIR, 8) berechnet, wobei Werte > 0,54 auf Wasserstress bei Buchen hinweisen (Pfenninger et al., 2023). Der MSI der Vegetationsperiode (Mai–September, 2016–2024) wurde mit den PC1-Werten der JU-Periode und der genomischen Differenzierung ($\Delta\theta$ zwischen BA und JU) unter Verwendung von Bayes'schen Korrelationstests mit Bayesian First Aid (Bååth, 2014a) korreliert. Zusätzlich

verwendeten wir ein hierarchisches gemischtes Modell (brms) (Bürkner, 2017) und eine segmentierte Regression, um zu testen, ob erhöhter Trockenstress (höherer MSI) zu einer höheren phänotypischen Variabilität innerhalb der Bestände führte, wobei wir den Schwellenwert 0,54 als Breakpoint-Seed verwendeten.

Zukünftige Klimaprognosen und Nischenverdrängung

Um die Verschiebung der Klimanische von *F. sylvatica* über ihre ursprüngliche Nische hinaus zu quantifizieren, haben wir historische und zukünftige Klimata unter Verwendung von fünf globalen Klimamodellen (CMIP6: GFDL-ESM4, IPSL-CM6A-LR, MPI-ESM1-2-HR, MRI-ESM2-0 und UKESM1-0-LL) unter drei gemeinsamen sozioökonomischen Pfaden (SSP1-2.6, SSP3-7.0 und SSP5-8.5) hochgerechnet. Die mittleren Bedingungen wurden für die Jahre 2050 und 2100 über alle Modelle hinweg berechnet. Die zukünftige Nischenverschiebung wurde quantifiziert, indem diese Szenarien auf eine PCA projiziert wurden, die auf der historischen Basislinie (1910–1930) trainiert wurde. Die Abweichung von der ursprünglichen Nische wurde in Standardeinheiten (SD) vom historischen PC1-Mittelwert gemessen. Die räumliche Analyse und Kartierung wurde in R unter Verwendung von terra v.1.8-93 (Hijmans 2025) und sf v.1.0-24 (Pebesma & Bivand, 2023) durchgeführt, wobei der Prozentsatz des Untersuchungsgebiets (Hessen, Deutschland) berechnet wurde, der voraussichtlich außerhalb des historischen 95 %-Vorhersageintervalls (PI) liegen wird, rnaturlaearth v.1.2.0 (Massicotte et al., 2023), rnaturlaearthdata v.1.0.0 (South et al., 2024) und ggplot2 v.4.0.2 (Wickham, 2016).

Analyse der Populationsstruktur und genetischen Variabilität

Um die genetische Struktur über Standorte und Kohorten hinweg zu bewerten, wurde eine PCA für Allelfrequenzdaten durchgeführt, die über die prcomp-Funktion des R-Pakets stats v.3.6.2 skaliert, zentriert und analysiert wurden. (R Core Team, 2023). Zusätzlich wurde die paarweise Populationsdifferenzierung (F_{ST}) über alle Wachstumsklassen hinweg mit PoPoolation2 (Kofler, Pandey, et al., 2011) quantifiziert.

Um Abweichungen vom neutralen Gleichgewicht zu erkennen und genomische Signaturen von Selektion oder demografischen Verschiebungen zu identifizieren, berechneten wir die Nukleotidvielfalt (π), Wattersons θ und Tajimas D (TD) mit der PoPoolation1-Toolbox (Kofler, Orozco-Wengel, et al., 2011). Wir schätzten diese Statistiken unter Verwendung eines Sliding-Window-Ansatzes (1-kb-Fenster, 1-kb-Schrittweite) mit einer minimalen Abdeckung von 10X und einer maximalen Abdeckung von 64X. Anschließend verwendeten wir eine bayessche Implementierung eines gepaarten t-Tests mit Bayesian First Aid v.0.2 (Bååth, 2014b), um Verschiebungen in der Diversität und im Frequenzspektrum zwischen den Wachstumsklassen über den Klimagradienten hinweg zu bewerten.

Genomweite Rekombinationsraten

Wir haben die effektiven Rekombinationsraten r geschätzt, um zu beurteilen, wie selektive Sweeps oder demografische Veränderungen die Genomlandschaft in den ältesten (BA) im Vergleich zu den jüngsten (JU) Kohorten beeinflusst haben, wobei wir insbesondere die kontrastreichsten Klimaquartile (Q1 und Q4) verglichen haben. ReLERN v.1.0.0 (Adrion et al., 2020), ein Deep-Learning-Framework, wurde verwendet, um Rekombinationsraten aus nicht phasierten Pool-seq-Daten abzuleiten. Nach dem Filtern fehlender Werte (<20) wurden die Rekombinationsraten pro Base in 10-kb-Fenster ohne Überlappung über alle Chromosomen hinweg mit ReLERN_PREDICT (Adrion et al., 2020) berechnet. Anschließend haben wir ReLERN_BSCORRECT (Adrion et al., 2020) angewendet, um 95 %-Konfidenzintervalle zu generieren, und bayessche gepaarte t-Tests verwendet,

um signifikante Unterschiede in den Rekombinationslandschaften zwischen Kohorten und Klimaquartilen zu identifizieren.

Erkennung selektierter Loci

Um konsistente Allelfrequenzverschiebungen (AF) zu identifizieren, die über die neutralen Erwartungen hinausgehen, wurden Cochran-Mantel-Haenszel (CMH)-Tests mit PoPoolation2 (Kofler, Pandey, et al., 2011) durchgeführt. Dieser Ansatz nutzt replizierte Standorte innerhalb jedes Klimaquartils (Q1–Q4), um polygenetische Selektionssignaturen zu erkennen und gleichzeitig die Populationsstratifizierung zu kontrollieren (Spitzer et al., 2020). Es wurden paarweise Vergleiche zwischen den Wachstumsklassen innerhalb jedes Klimaquartils durchgeführt, wobei die Benjamini-Hochberg-FDR-Korrektur angewendet wurde, um Mehrfachprüfungen zu berücksichtigen. Signifikante Assoziationen wurden mit Hilfe des R-Pakets qqman v. 0.1.9 (Turner 2014) in Manhattan-Plots visualisiert. Für Kandidaten-SNPs wurde der Selektionskoeffizient (s) nach Lynch (1998) und Taus et al. (2017) geschätzt, um die Stärke der Selektion zu quantifizieren, die AF-Veränderungen zwischen den Wachstumsklassen BA und JU antreibt. Um den Einfluss von Umweltstress auf genomische Verschiebungen zu bewerten, verwendeten wir eine zweiseitige ANOVA mit Tukey-HSD-Post-hoc-Tests unter Verwendung des R-Pakets stats v.4.4.1, um AF-Veränderungen über den Klimagradien (Q1–Q4) und zwischen der ältesten (BA) und der jüngsten (JU) Kohorte zu vergleichen. Die Effektgrößen für diese Verschiebungen wurden mit Cohen's d unter Verwendung des Pakets lsr v.0.5.2 (Navarro & Maintainer, 2015) quantifiziert.

GO-Term-Anreicherungsanalyse ausgewählter Gene

Um die biologischen Rollen der Kandidatenloci zu charakterisieren, identifizierten wir Gene, die mit signifikanten SNPs ($p_{adj} < 0,05$) assoziiert sind, indem wir SNP-Koordinaten mit der *F. sylvatica*-Genomannotation (GFF3-Datei) kreuzten. Ein SNP wurde einem Gen zugeordnet, wenn seine Position innerhalb des genomischen Bereichs (von Anfang bis Ende) eines in der GFF3 definierten Genmerkmals lag. Gene Ontology (GO)-Begriffe und funktionelle Domänen wurden zuvor unter Verwendung der InterProScan-Datenbank (v. Jan. 2025) (Philip et al. 2014) dem Buchungen zugeordnet. Anschließend wurde eine GO-Anreicherungsanalyse für signifikante SNPs für „Biologische Prozesse“ unter Verwendung des R-Pakets topGO v.2.24.0 durchgeführt. (Alexa & Rahnenführer, 2007). Diese Analyse wurde an drei Testsätzen signifikanter SNPs aus paarweisen Kohortenvergleichen (BA-SH, SH-JU und BA-JU) innerhalb des wärmsten Klimaquartils (Q4) durchgeführt. Überrepräsentierte Begriffe wurden mit Hilfe des exakten Tests von Fisher mit dem „klassischen“ Algorithmus unter Anwendung einer Signifikanzschwelle von $p < 0,05$ identifiziert.

Strukturgleichungsmodellierung

Um die relativen Einflüsse von Geografie, Geologie und Klima auf die genetische Differenzierung (FST) zu unterteilen, haben wir die Pfadanalyse, eine Untergruppe der Strukturgleichungsmodellierung (SEM), auf jede Wachstumsklasse unter Verwendung des R-Pakets lavaan v.0.6-21 (Rosseel, 2012) angewendet. Dieser Ansatz ermöglichte es uns, die komplexen, gerichteten Beziehungen zwischen paarweisen genetischen Abständen und mehreren Umweltfaktoren gleichzeitig zu bewerten. Wir spezifizierten ein Modell mit einer endogenen (Reaktions-)Variablen, dem paarweisen genetischen Abstand (FST), und drei exogenen (Prädiktor-)Variablen: geografischer Abstand, geologischer Abstand (Boden-pH-Wert) und klimatischer Abstand (dargestellt durch PC1 und PC2).

Um der topografischen Komplexität Rechnung zu tragen, wurden die geografischen Entfernungen zwischen den Beständen als 3D-Euklidische Entfernungen unter Verwendung eines in R implementierten benutzerdefinierten Skripts berechnet. Die horizontalen Entfernungen wurden

anhand der Haversine-Formel (Sinnott, 1984) unter der Annahme eines Erdradius von 6.371 km bestimmt und dann mit den Höhenunterschieden kombiniert, um eine umfassende Metrik der räumlichen Trennung zu erhalten.

Die geologische Variation wurde durch standortspezifische Boden-pH-Bereiche dargestellt, die aus dem BGR-Bodenatlas (<https://bodenatlas.bgr.de/mapapps4/resources/apps/bodenatlas/-index.html?lang=de&tab=boedenDeutschlands>) und Scherstjanoi et al. (2021) stammen. Für klimatische Variationen haben wir WorldClim v2.1 BioClim-Variablen (1970–2000) (Fick & Hijmans, 2017) mittels PCA aggregiert und eine euklidische Distanzmatrix unter Verwendung der Achsen berechnet, die die Erwartungen des Broken-Stick-Modells übertrafen (PC1 und PC2) (verfügbar über Zenodo). Alle Distanzmatrizen wurden skaliert und mit vegan v.2.7-2 (Oksanen, 2009) in euklidische Distanzen umgewandelt. Das SEM wurde unter Verwendung einer robusten Maximum-Likelihood Schätzung (MLR) implementiert, um die Nicht-Unabhängigkeit der paarweisen Distanzdaten und die potenzielle Nicht-Normalität der distanzbasierten Daten zu berücksichtigen

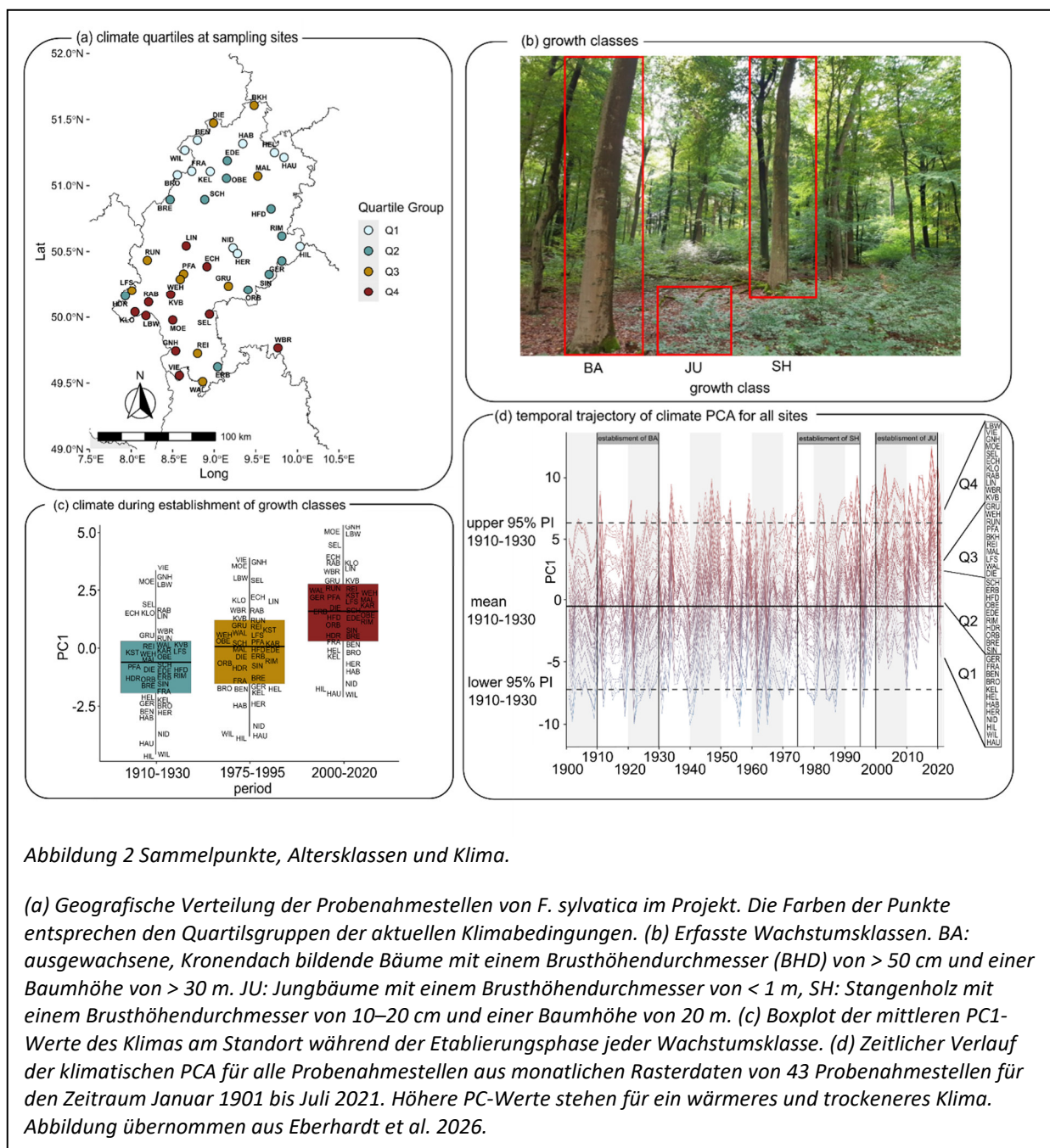
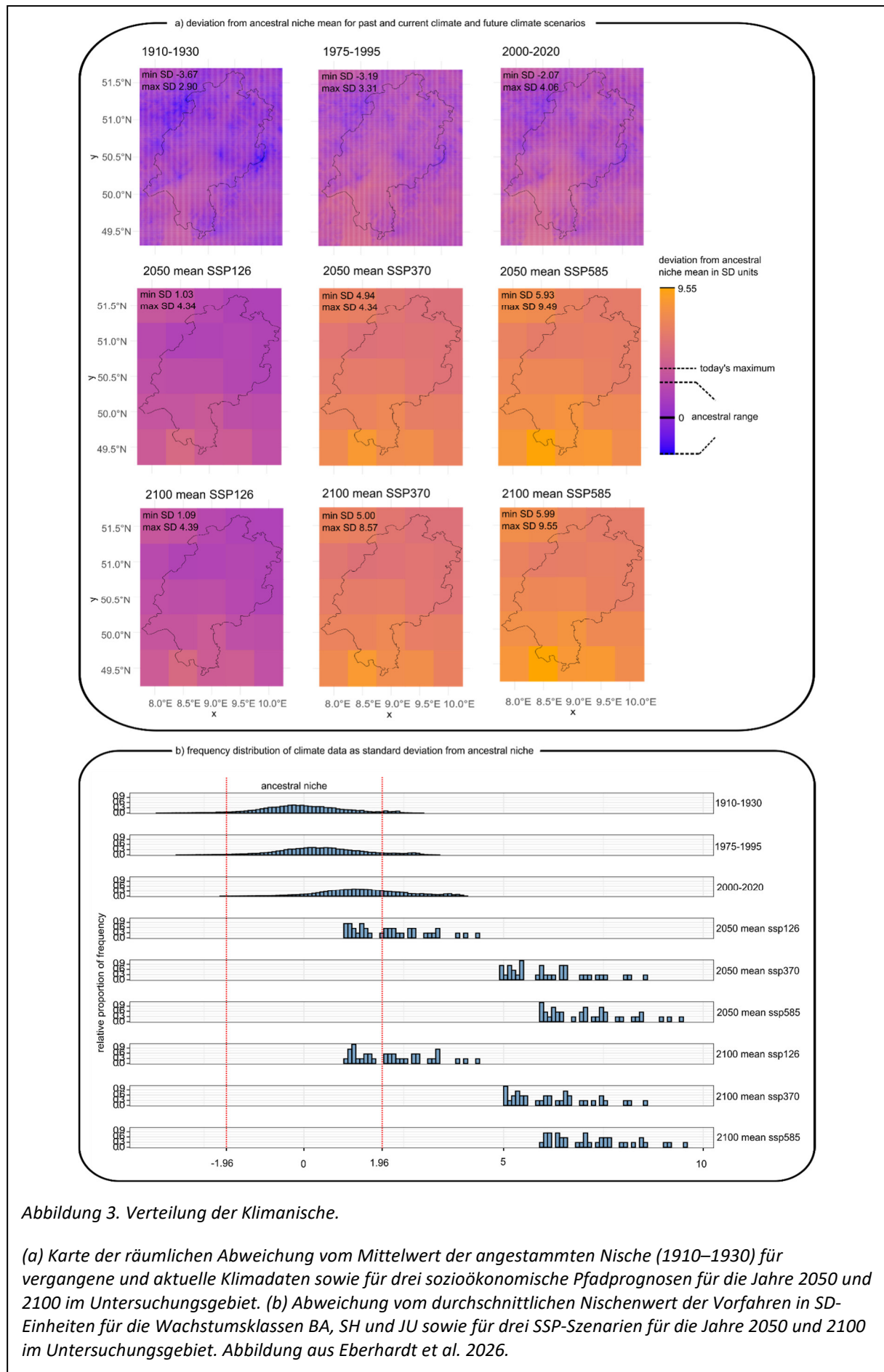


Abbildung 2 Sammelpunkte, Altersklassen und Klima.

(a) Geografische Verteilung der Probenahmestellen von *F. sylvatica* im Projekt. Die Farben der Punkte entsprechen den Quartilsgruppen der aktuellen Klimabedingungen. (b) Erfasste Wachstumsklassen. BA: ausgewachsene, Kronendach bildende Bäume mit einem Brusthöhendurchmesser (BHD) von > 50 cm und einer Baumhöhe von > 30 m. JU: Jungbäume mit einem Brusthöhendurchmesser von < 1 m, SH: Stangenholz mit einem Brusthöhendurchmesser von 10–20 cm und einer Baumhöhe von 20 m. (c) Boxplot der mittleren PC1-Werte des Klimas am Standort während der Etablierungsphase jeder Wachstumsklasse. (d) Zeitlicher Verlauf der klimatischen PCA für alle Probenahmestellen aus monatlichen Rasterdaten von 43 Probenahmestellen für den Zeitraum Januar 1901 bis Juli 2021. Höhere PC-Werte stehen für ein wärmeres und trockeneres Klima. Abbildung übernommen aus Eberhardt et al. 2026.



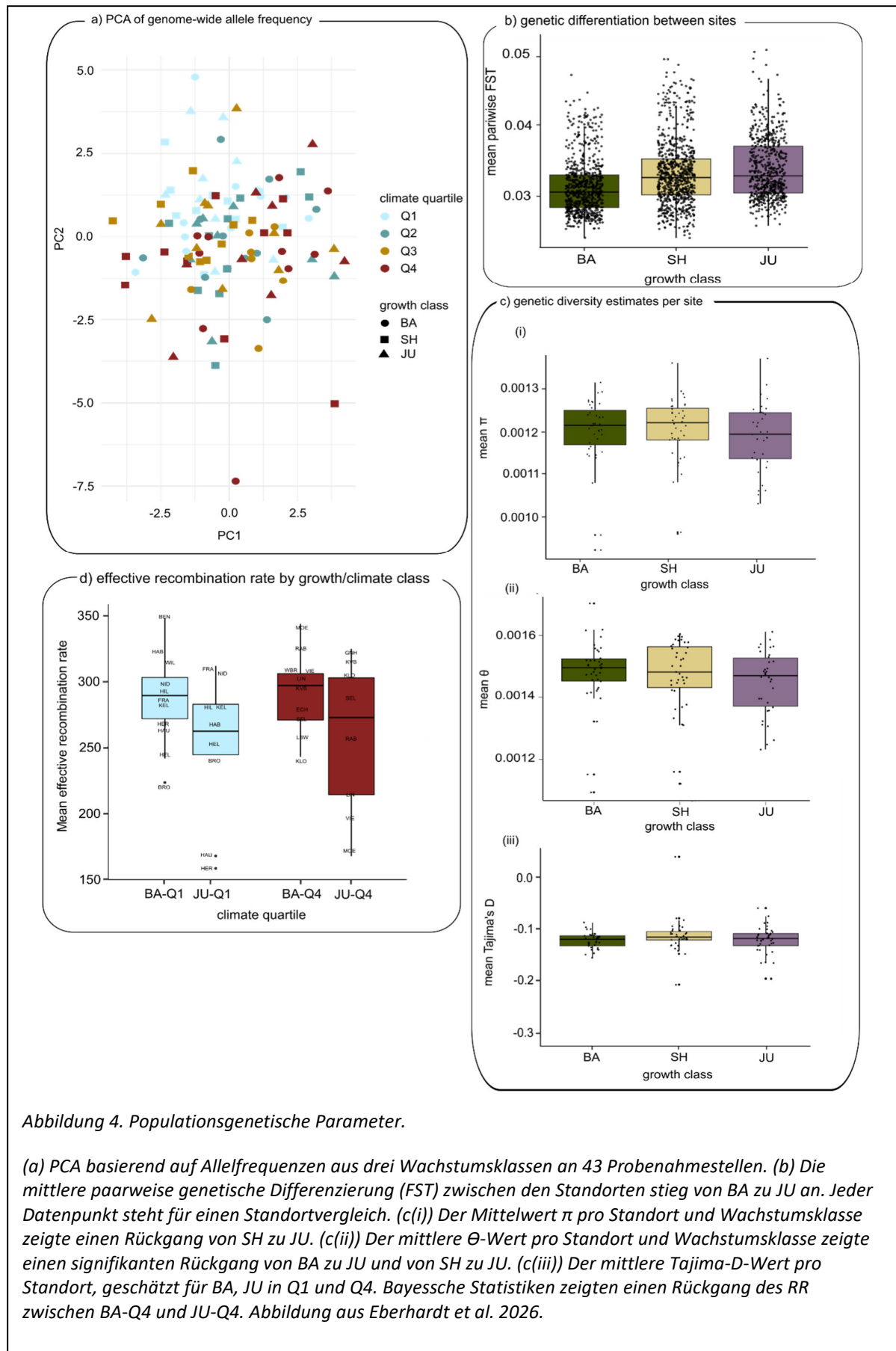


Abbildung 4. Populationsgenetische Parameter.

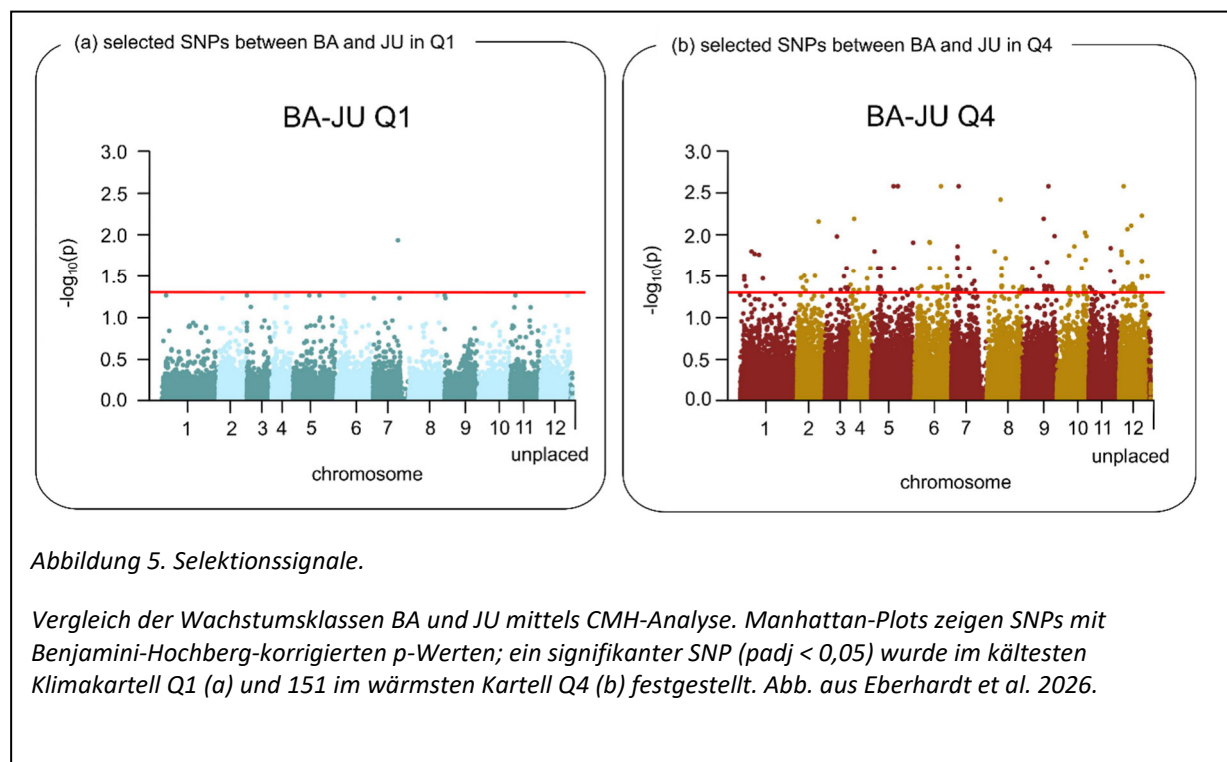
(a) PCA basierend auf Allelfrequenzen aus drei Wachstumsklassen an 43 Probenahmestellen. (b) Die mittlere paarweise genetische Differenzierung (F_{ST}) zwischen den Standorten stieg von BA zu JU an. Jeder Datenpunkt steht für einen Standortvergleich. (c(i)) Der Mittelwert π pro Standort und Wachstumsklasse zeigte einen Rückgang von SH zu JU. (c(ii)) Der mittlere θ -Wert pro Standort und Wachstumsklasse zeigte einen signifikanten Rückgang von BA zu JU und von SH zu JU. (c(iii)) Der mittlere Tajima-D-Wert pro Standort, geschätzt für BA, JU in Q1 und Q4. Bayessche Statistiken zeigten einen Rückgang des RR zwischen BA-Q4 und JU-Q4. Abbildung aus Eberhardt et al. 2026.

4.1.3 Ergebnisse AP1

Rasche Verlagerung aus der ancestralen Klimanische

Die sommerlichen Klimaverläufe (Mai–September, 1901–2022) verschoben sich deutlich in Richtung wärmerer und trockenerer Bedingungen, was durch die erste Hauptkomponente (PC1; 32,9 % Varianz) zusammengefasst wird. Die Analyse der PC1-Verläufe ergab eine Phase relativer Stabilität bis in die 1980er Jahre, gefolgt von einer beschleunigten Erwärmung und Austrocknung (Abb. 1(d)). Die Durchschnittstemperaturen während der Etablierung der Kohorte stiegen von 7,8 °C (BA) auf 9,1 °C (JU), eine Verschiebung, die durch bayessche gepaarte t-Tests bestätigt wurde, die eine erhebliche klimatische Divergenz zeigten (BA–JU-Effektgröße = -1,1; 95 % HDI [-1,5, -0,6], pp ($\beta < 0$) = 100 %) (Abb. 1(c); S2). Durch die Definition der angestammten Nische als 95 %-Konfidenzintervall der Basislinie von 1910–1930 stellten wir fest, dass die heutigen Standorte, insbesondere diejenigen im wärmsten Quartil (Q4), nun regelmäßig die historischen Klimagrenzen an diesen Standorten überschreiten.

Die angestammte Klimanische (1910–1930) im gesamten Untersuchungsgebiet (49°–52° N, 7,5°–10,5° O) war durch einen Bereich von -3,67 bis 2,90 SD gekennzeichnet, wobei 95,7 % der Landschaft innerhalb dieser historischen Grenzen lagen. Im Zeitraum 1975–1995 begann sich das ursprüngliche Nischengebiet zu verkleinern, wobei 9,37 % der Region bereits die obere ursprüngliche Grenze überschritten. Dieser Trend beschleunigte sich im aktuellen Zeitraum (2000–2020), in dem sich der Klimabereich nach oben auf 2,07–4,06 SD verschob, sodass nur noch 69,3 % des Untersuchungsgebiets innerhalb der angestammten Nische lagen (Abb. 2(b); S3). Zukünftige Prognosen deuten auf eine starke Divergenz basierend auf Emissionspfaden hin. Unter dem auf Nachhaltigkeit ausgerichteten Szenario SSP1-2.6 stabilisiert sich die Klimaverschiebung leicht; bis 2100 bleibt die maximale SD ähnlich wie heute, obwohl 58,3 % des Gebiets voraussichtlich außerhalb des historischen Bereichs liegen werden. Im Gegensatz dazu ist das Untersuchungsgebiet unter Szenarien mit höheren Emissionen (SSP3-7.0 und SSP5-8.5) mit einer vollständigen klimatischen Verdrängung konfrontiert. Bis 2050 wird sich die gesamte Region voraussichtlich vollständig außerhalb der ursprünglichen Nische verschieben, wobei die klimatischen Abweichungen unter SSP5-



8,5 bis zu 9,55 SD erreichen (Abb. 2(a)). Diese Ergebnisse unterstreichen, dass sich unter Business-as-usual-Szenarien die heutige Umgebung von *F. sylvatica* im Vergleich zu ihrer ursprünglichen Nische, d. h. ihrer jüngsten Evolutionsgeschichte, völlig verändern wird.

Genomische Erosion und zunehmende Differenzierung in der jüngsten Kohorte

Nach der Qualitätsfilterung wurden 114 Pools (mittlere Abdeckung 31X) für die Analyse beibehalten. Ausgehend von ursprünglich 150 Millionen Positionen identifizierten wir 7,6 Millionen hochwertige SNPs. Die PCA der Allelfrequenzen zeigte keine erkennbare Populationsstruktur: Es gab weder Cluster nach Wachstumsklassen desselben Standorts noch nach Klima (Abb. 3(a); PC-Werte: S4).

Zunehmende Differenzierung und abnehmende genetische Vielfalt

Die genetische Differenzierung (F_{ST}) zwischen den Standorten nahm von den älteren zu den jüngeren Wachstumsklassen zu (BA–JU: Effektgröße = $-0,82$, 95 % HDI [$-0,93, -0,71$], $pp(\beta < 0) = 100\%$; BA–SH: Effektgröße = $-0,74$, 95 % HDI [$-0,8, -0,67$], $pp(\beta < 0) = 100\%$; SH–JU: Effektgröße = $-0,14$, 95 % HDI [$-0,2, -0,073$], $pp(\beta < 0) = 100\%$ (S5). Diese zunehmende Differenzierung ging mit einer Erosion der genetischen Vielfalt einher. Bayesianische gepaarte t-Tests sowohl für θ als auch für π zwischen BA und JU deuten auf abnehmende Trends hin, wenn auch mit einer gewissen Unsicherheit (Abb. 3(c)(i) bzw. (ii)) (θ (BA–JU): Effektgröße = $0,30$, 95 % HDI [$-0,14, 0,71$], $pp(\beta > 0) = 92,4\%$, S6; π (BA–JU): Effektgröße = $0,17$, 95 % HDI [$-0,23, 0,59$], $pp(\beta > 0) = 80,2\%$, S7). Darüber hinaus deutet auch der bayessche gepaarte t-Test von Tajimas D zwischen BA und JU auf eine Abnahme hin (Abb. 3(c)(iii)) (TD(BA–JU): Effektgröße = $-0,50$, 95 % HDI [$-1,1, 3 \times 10^{-3}$], $pp(\beta < 0) = 98\%$; S8), was darauf hindeutet, dass jüngere Wachstumsklassen vom neutralen Gleichgewicht abweichen.

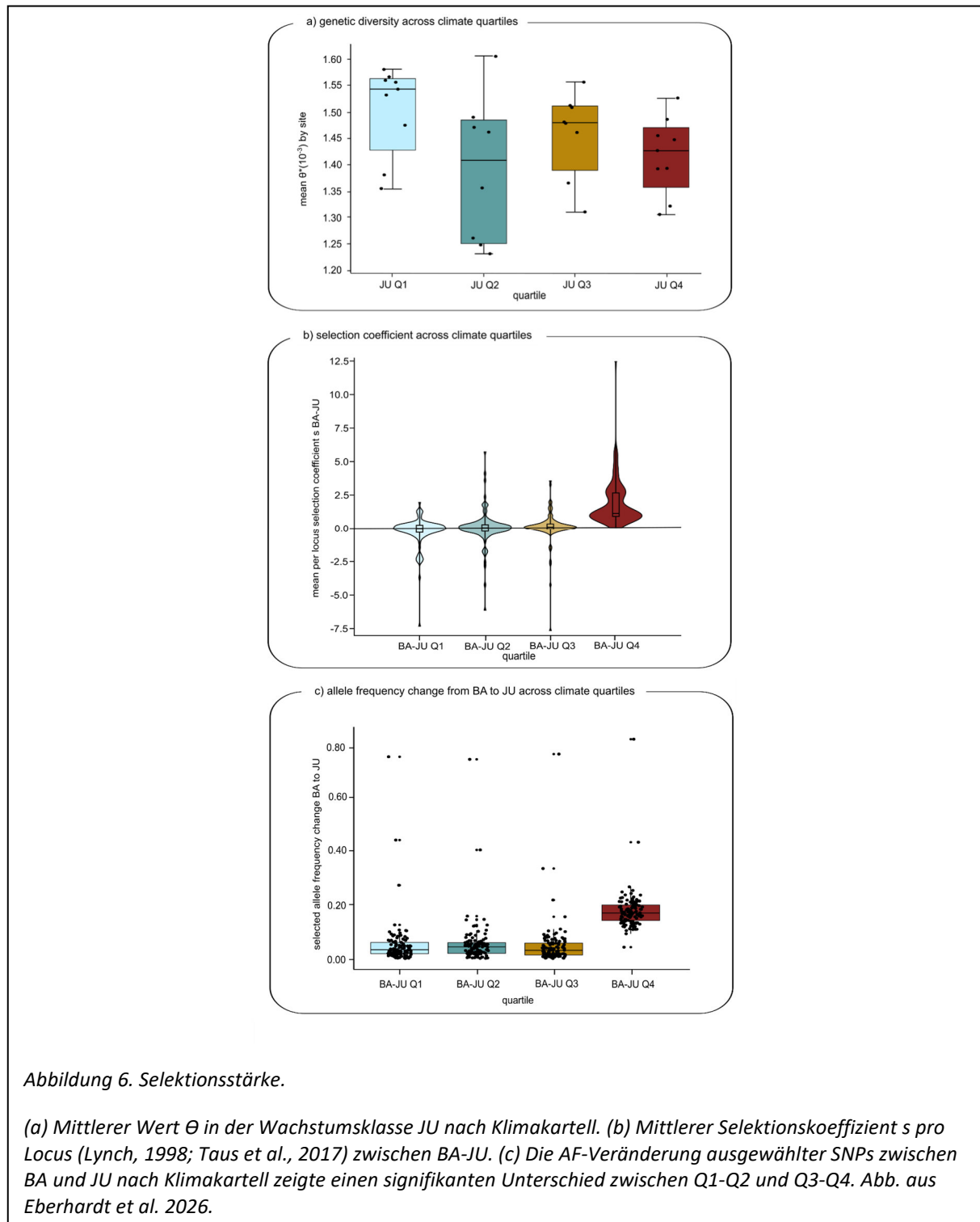
Die genomweite genetische Vielfalt (θ) in JU entlang des Klimagradienten blieb konstant (Abb. 5(a); S6), jedoch waren die Selektionskoeffizienten (s) in den wärmsten Regionen (Q4) für ausgewählte Allele im Vergleich zu alternativen Allelen außergewöhnlich hoch (Mittelwert $s = 1,89$, 1,64 SD, Abb. 5(b)). Im krassen Gegensatz dazu verschafften dieselben Allele in den kühleren, feuchteren Regionen (Q1–Q3; Mittelwert $s = -0,04$, 0,81 SD) keinen Selektionsvorteil. Bayesianische t-Tests zwischen Q1, Q2 und Q3 deuteten auf eine Zunahme ausgewählter Allele hin, wenn auch mit geringen Effektgrößen (alle $\leq -0,34$), 95 %-HDI zwischen [$-0,6, 0,014$] und einer gewissen Unsicherheit ($pp(\beta < 0) \leq 99,7\%$) (S11). Im Gegensatz dazu zeigten die Selektionskoeffizienten zwischen Q1–Q3 und Q4 große Effektgrößen (alle Mediane $\leq -1,2$), 95 %-HDIs, die alle Null ausschlossen (im Bereich von [$-2,6, -1,4$]), und maximale a-posteriori-Sicherheit ($pp((\beta < 0) = 100\%$). Bayesianische gepaarte t-Tests ergaben deutlich größere AF-Verschiebungen von BA zu JU im wärmsten Klimaquantil (Q4) im Vergleich zu Verschiebungen in den kühleren Quantilen (Q1–Q3). Kontraste einschließlich Q4 zeigten enorme Effektgrößen (alle ≤ -4), 95 %-HDIs, die alle Null ausschlossen (im Bereich von [$-5, -3,5$]), und eine sehr starke Unterstützung ($(\beta < 0) = 100\%$), während Vergleiche zwischen kühleren Quartilen vernachlässigbare Verschiebungen und eine schwache Unterstützung zeigten (Abb. 5(c)); S12).

Rückgang der Rekombinationsrate

Bayesianische gepaarte t-Tests der effektiven Rekombinationsraten deuteten trotz geringer posteriorer Sicherheit auf einen rückläufigen Trend von BA zu JU hin, wobei die ausgeprägteste Verschiebung an den wärmsten Standorten auftrat (Abb. 3(d)) (RR(BA–JU)Q4: Effektgröße = $0,51$, 95 % HDI [$-0,36, 1,4$], $pp(\beta > 0) = 88,7\%$; RR(BA–JU)Q1: Effektgröße = $0,34$, 95 % HDI [$-0,39, 1,1$], $pp(\beta > 0) = 82,6\%$; S9).

Eine funktionale Verschiebung der genomweiten Selektion: Von der Wachstumsoptimierung zum zellulären Überleben in der jungen Wachstumsklasse

CMH-Tests ergaben, dass die Intensität der genomischen Selektion dem Klimagradienten folgte, wobei die überwiegende Mehrheit der signifikanten Allelfrequenzverschiebungen (AF) im wärmsten Quartil auftrat, mit 151 Loci in Q4 und 0–15 Loci in Q1 bis Q3 (Abb. 4(a), (b); S10). Die funktionelle Anreicherungsanalyse dieser Kandidatenloci im wärmsten Quartil, Q4, ergab einen deutlichen zeitlichen Übergang der Selektionsdrücke über die drei Wachstumsklassen hinweg. Die Selektion, die die älteren Wachstumsklassen (BA vs. SH) in Q4 unterschied, stand in erster Linie im Zusammenhang



mit Stoffwechsel- und biotischen Reaktionswegen, darunter Sphingolipid- und NADH-Stoffwechsel sowie Salicylsäure-vermittelte Signalübertragung und angeborene Immunreaktionen. Im Gegensatz dazu verlagerten sich die selektiven Signaturen in der jüngsten Wachstumsklasse (SH vs. JU und BA vs. JU) in Q4 in Richtung zelluläre Resilienz und Schadensreparatur. Loci, die für die JU-Generation einzigartig waren, waren signifikant angereichert für die Reparatur von Doppelstrangbrüchen, die Regulation der Autophagie, die Telomerorganisation und die Chromosomenerhaltung. Dieser Übergang deutet auf eine grundlegende Veränderung in der Selektionslandschaft hin: Während ältere Generationen durch biotische Interaktionen und basale physiologische Optimierung geprägt waren, durchläuft die jüngste Generation eine rasche Selektion hinsichtlich zellulärer Integrität und Stressbewältigung als Reaktion auf verstärkte Hitze und Trockenheit.

Die Umwelt ersetzt die Geografie als Hauptfaktor für die Bevölkerungsstruktur Strukturgleichungsmodellierung: Von der Geografie zum Klima

Die Strukturgleichungsmodellierung (SEM) unterteilte die relativen Auswirkungen von Geografie, Geologie und Klima auf die genetische Differenzierung (F_{ST}) über die drei Wachstumsklassen hinweg (Abb. 6(a)(i)-(iii); S13). In den ältesten Wachstumsklassen (BA) wurde die genetische Struktur in

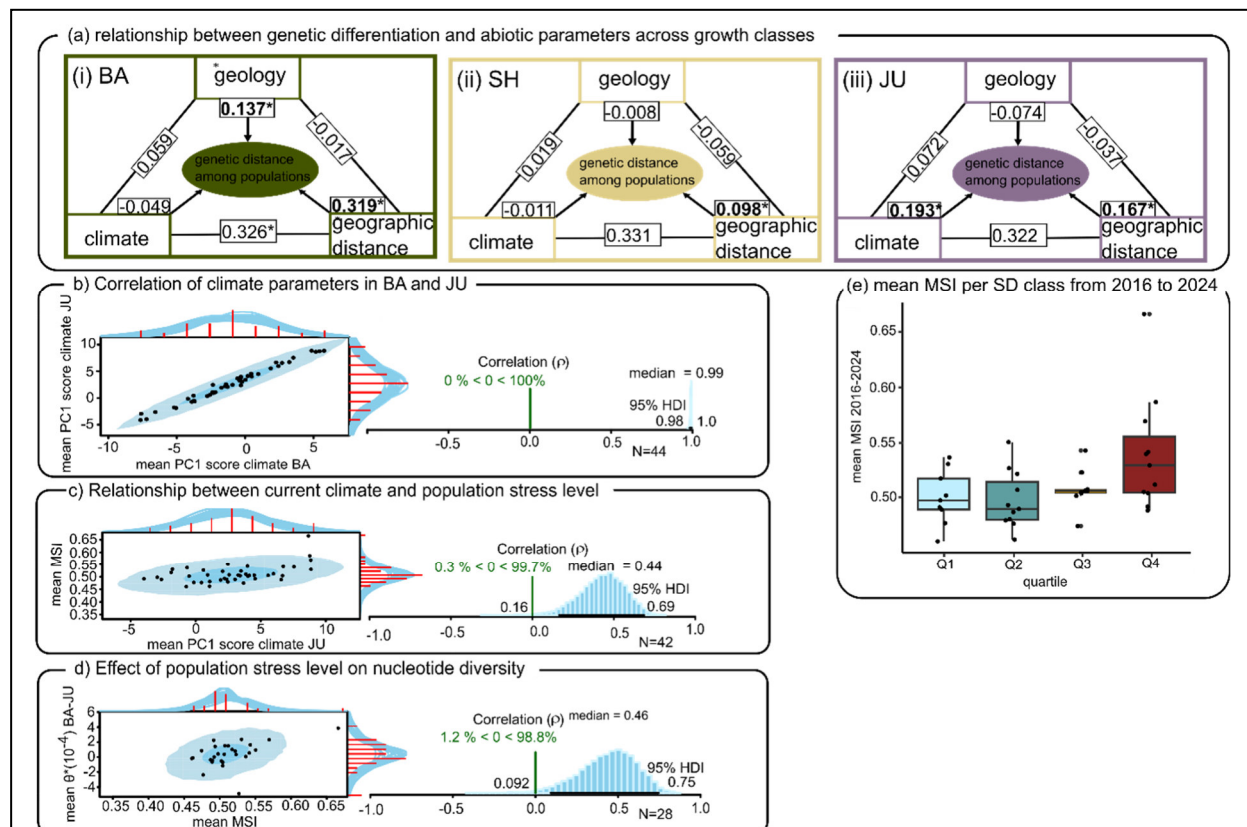


Abbildung 7. Strukturierte Gleichungsmodellierung.

(a) Beziehungsdiagramme basierend auf Regressionskoeffizienten der Strukturgleichungsmodellierung (SEM) für jede Wachstumsklasse BA (i), SH (ii) und JU (iii), um die Auswirkungen der geografischen Entfernung, der geologischen Variation und der klimatischen Unterschiede auf die mittlere paarweise genetische Differenzierung (F_{ST} -Entfernungen) zu unterteilen. (b) Die Klimaparameter zeigten eine starke Korrelation zwischen BA und JU, was auf eine ähnliche Klimaveränderung über alle Standorte im Laufe der Zeit hindeutet. (c) Korrelation der Klima-PC1-Werte und des Feuchtigkeitsstressindex (MSI), die einen Anstieg des Stressniveaus der Population bei wärmeren und trockeneren Bedingungen zeigt. (d) Die Korrelation zwischen dem mittleren MSI und dem mittleren Delta θ zeigte, dass mit steigendem MSI die genetische Vielfalt abnimmt. (e) Das Boxplot des mittleren MSI nach Klimakartell zeigte einen Anstieg des Feuchtigkeitsstresses im wärmsten Kartell, Q4. Abb. aus Eberhardt et al. 2026.

erster Linie durch die geografische Entfernung bestimmt ($\beta = 0,32$, $p < 0,001$), was mit einem Anzeichen für Isolation durch Entfernung (IBD) übereinstimmt. Die Geologie übte einen signifikanten, aber schwächeren Einfluss aus ($\beta = 0,14$, $p < 0,001$). Dieses Muster verschob sich jedoch grundlegend in der jüngsten Kohorte (JU), wo die klimatische Verschiedenheit zum dominierenden Faktor der genetischen Differenzierung wurde ($\beta = 0,19$, $p < 0,001$) und den relativen Einfluss der geografischen Entfernung ($\beta = 0,17$, $p < 0,001$) ablöste. Während die relativen klimatischen Unterschiede zwischen den Standorten aufgrund paralleler Verschiebungen im gesamten Untersuchungsgebiet konstant blieben (Abb. 6(b)), deutet die zunehmende Bedeutung des Klimas im JU-Modell darauf hin, dass der aktuelle Umweltstress nun die primäre Kraft ist, die die genetische Struktur der Population prägt.

Verbindung von Genomik und physiologischem Stress

Der aus Satellitendaten abgeleitete Canopy Moisture Stress Index (MSI) bestätigte die biologischen Auswirkungen dieser klimatischen Veränderungen. Wir beobachteten eine starke positive Korrelation zwischen dem Klima während der JU-Periode (PC1) und dem mittleren MSI ($r = 0,44$, 95 % HDI [0,16,0,69], $pp(\beta > 0) = 99,7\%$; Abb. 6(c)). Darüber hinaus korrelierte der Rückgang der genetischen Vielfalt zwischen BA und JU ($\Delta\theta$) positiv mit dem MSI ($r = 0,46$, 95 % HDI [0,092,0,75], $pp(\beta > 0) = 98,8\%$; Abb. 6(d)), wodurch ein direkter Zusammenhang zwischen der Erosion des Genoms und dem Feuchtigkeitsstress hergestellt wurde. Der MSI stieg entlang des Klimagradienten stark an, wobei die höchsten Stresswerte im wärmsten Quartil (Q4; Abb. 6(e)) verzeichnet wurden. Bayesianische t-Tests einschließlich Q4 zeigten große Effektgrößen (alle $\leq -0,72$) und eine starke posteriore Sicherheit ($(\beta < 0) \geq 93,2\%$), obwohl 95 % der HDIs Null enthielten (im Bereich von [-1,9,0,22]), während Vergleiche zwischen kühleren Quartilen nur geringe Verschiebungen und eine schwache Unterstützung zeigten (S14).

Phänotypische Variabilität und Kipppunkte

Die hierarchische Bayes'sche Modellierung ergab, dass Feuchtigkeitsstress die Variabilität der phänotypischen Reaktionen innerhalb der Bestände erhöhte (Steigung = 0,31, $pp = 100\%$) (S14). Die segmentierte Regression identifizierte einen kritischen physiologischen Bruchpunkt bei einem MSI von 0,475. Unterhalb dieses Schwellenwerts blieb die phänotypische Varianz stabil (Steigung = -0,03, $p = 0,28$); oberhalb dieses Wendepunkts nahm die Variabilität innerhalb der Bestände jedoch stark zu (Änderung der Steigung = 0,40 pro MSI-Einheit, $SE = 0,03$) (S14). Dies deutet darauf hin, dass Buchenbestände nach Überschreiten einer bestimmten Dürre-Schwelle eine erhöhte phänotypische Instabilität aufweisen, was möglicherweise auf einen Verlust der Widerstandsfähigkeit hindeutet, da die Populationen über ihre angestammte Nische hinausgedrängt werden.

4.1.4 Diskussion AP1

*Das Klima, dem etablierte *F. sylvatica*-Kohorten ausgesetzt waren, hat sich in den letzten 120 Jahren erheblich verändert.*

Unsere Ergebnisse zeigen, dass die Buche einer raschen, genomweiten Selektion unterliegt, die durch die anthropogene Klimaerwärmung vorangetrieben wird, aber diese adaptive Reaktion beschränkt sich derzeit auf Populationen, die über ihre ursprüngliche klimatische Nische hinausgedrängt wurden. Das Klima an den Untersuchungsstandorten blieb von 1901 bis etwa 1970 stabil, danach verschob es sich kontinuierlich in Richtung wärmerer und trockenerer Bedingungen, mit einer deutlichen Beschleunigung seit Mitte der 1980er Jahre (Abb. 1(d); Hegerl et al., 2019). Wir definierten die angestammte Nische als das 95-prozentige Konfidenzintervall der Bedingungen während der Etablierung der ältesten Kohorte (1910–1930). Da diese Bedingungen repräsentativ für die vorangegangenen 200 Jahre waren (Szyga-Pluta et al., 2022), stellt der jüngste Klimawandel eine erhebliche Abweichung von den früheren Umweltbedingungen dar. Während die relativen

klimatischen Positionen der 43 Standorte stabil blieben, konnten wir die Standorte anhand eines Breiten- und Höhengradienten in Quartile (Q1–Q4, Abb. 1(a)) einteilen. Entscheidend ist, dass diese Anordnung ein natürliches Experiment schafft: Während die Standorte in Q1–Q3 weitgehend innerhalb der angestammten Nische bleiben, etablieren sich die jüngsten Individuen (JU) an den Q4-Standorten nun unter selektiven Druckbedingungen, die ihren Vorfahren bisher unbekannt waren (Abb. 1(d)). Diese Verlagerung über die angestammte Nische hinaus ermöglicht es uns, drei Evolutionsszenarien zu testen. Erstens: Wenn die phänotypische Plastizität ausreicht, um den aktuellen Wandel abzufedern, sollte in keiner Wachstumsklasse eine systematische Selektion zu beobachten sein. Zweitens: Wenn die Populationen genau an die engen lokalen Bedingungen angepasst sind, sollte der parallele Klimawandel selektive Reaktionen in allen Quartilen auslösen. Und schließlich: Wenn die Selektion speziell durch die Überschreitung historischer Grenzen angetrieben wird, erwarten wir, dass wir genomische Signaturen der Anpassung ausschließlich in der Q4-Kohorte finden, wo die Umweltveränderung sowohl die Plastizität als auch die angestammte Nische überschritten hat.

*Wie weit wird der zukünftige Klimawandel *F. sylvatica* aus seiner angestammten Nische verdrängen? Welche Gebiete werden in Zukunft wegfallen?*

Um zu beurteilen, wie unterschiedliche Klimawandelverläufe das Anpassungspotenzial und die Lebensfähigkeit von *F. sylvatica* beeinflussen können, haben wir die zu erwartenden evolutionären Reaktionen unter drei sozioökonomischen Pfaden bewertet: SSP1-2.6, SSP3-7.0 und SSP5-8.5, die jeweils niedrigen, hohen und sehr hohen Emissionen entsprechen. Unter dem besten Klimaszenario, SSP1-2.6, deutete die prognostizierte Verringerung der Klimanischenbreite bei gleicher maximaler Abweichung von der angestammten Nische wie heute darauf hin, dass die evolutionäre Anpassung an diese Bedingungen möglicherweise durch die Q4-Standorte belegt wird.

Die selbst für die minimalen SD-Prognosen sowohl für das SSP3-7.0- als auch für das SSP5-8.5-Szenario extrem hohen Werte stellen Bedingungen dar, unter denen es höchst unwahrscheinlich, wenn nicht sogar unmöglich ist, dass sich die Baumpopulationen schnell genug anpassen könnten, wenn überhaupt. Selbst bei schnellen Sweeps würden diese Extreme mit ziemlicher Sicherheit die Anpassungsgrenzen der Arten überschreiten, was zu einer weit verbreiteten Baumsterblichkeit und einem umfangreichen Verlust von Buchenwäldern führen würde.

Die populationsgenomische Analyse der genomischen Variation deutete auf eine geringe Populationsstruktur hin und stand im Einklang mit der genomweiten selektiven Reaktion in der JU-Wachstumsklasse.

Unsere Ergebnisse zeigen eine grundlegende Veränderung in den Prozessen, die die genetische Architektur der Europäischen Buche bestimmen. Während die Isolation durch Entfernung (IBD) nach wie vor ein wichtiger Faktor für die genetische Struktur aller Kohorten ist, was mit den Mustern der postglazialen Wiederbesiedlung übereinstimmt (Postolache et al., 2021), weist die jüngste Generation (JU) deutliche Anzeichen einer Isolation durch die Umwelt auf. Der beobachtete Anstieg von F_{ST} und der damit einhergehende Rückgang von π und θ in Richtung jüngerer Klassen (Abb. 3(b), (c)) könnte theoretisch auf eine erhöhte Drift oder einen eingeschränkten Genfluss zurückzuführen sein. Angesichts der wachsenden Populationsgröße der Buche in Deutschland und des Fehlens signifikanter Veränderungen in der windvermittelten Pollenausbreitung (Bett et al., 2013) sind demografische Verschiebungen jedoch unwahrscheinlich. Stattdessen deutet die Verringerung der effektiven Rekombinationsraten und des Tajima-D-Werts in der JU-Kohorte auf eine weit verbreitete, genomweite Selektion hin. Durch die Verknüpfung dieser genomischen Erosionen mit dem aus Satellitendaten abgeleiteten Feuchtigkeitsstress (MSI) liefern wir empirische Belege dafür, dass der Klimawandel derzeit der wichtigste selektive Filter in diesen Wäldern ist.

Außergewöhnliche Selektion an der Klimafront

Das auffälligste Ergebnis dieser Studie ist das Ausmaß der Selektion im wärmsten Klimaquantil (Q4). Die hier dokumentierten Selektionskoeffizienten (s^2) gehören zu den höchsten, die für natürliche Populationen gemeldet wurden, und liegen weit über den typischen Bereichen ($s < 0,5$), die in Metaanalysen gefunden wurden (Thurman & Barrett, 2016). Während solche Werte zunächst als Artefakte erscheinen mögen, stützen die Konsistenz des Signals über unabhängige Populationsreplikate hinweg und die hohe Qualität der Pool-seq-Daten ihre Gültigkeit. Diese hohen Koeffizienten spiegeln wahrscheinlich die Selektion durch Mortalität während der besonders gefährdeten Keimlings- und Jungbaumphase wider. Dies deutet darauf hin, dass die Buche zwar eine langlebige Art ist, ihre hohe Fruchtbarkeit und intensive intraspezifische Konkurrenz jedoch eine bemerkenswert schnelle adaptive Anpassung ermöglichen, ähnlich wie bei Insekten, wenn Umweltgrenzwerte überschritten werden.

Der Wandel jenseits der angestammten Nische

Unsere Daten stützen ein schwellenwertbasiertes Anpassungsmodell. Innerhalb der angestammten Nische scheint die phänotypische Plastizität ausreichend zu sein, um Umweltveränderungen abzufedern und die Population in einem neutralen Gleichgewicht zu halten. Im wärmsten Quartil (Q4) hat die Umweltveränderung jedoch die Pufferkapazität der Plastizität übertroffen und eine intensive, gerichtete Selektion ausgelöst. Dies deutet darauf hin, dass Buchenwälder über ein „Plastizitätsreservoir“ verfügen, das derzeit an der Spitze des Klimawandels erschöpft ist. Wir haben einen physiologischen Kipppunkt bei einem MSI von 0,475 identifiziert, der als Überwachungsschwelle in der praktischen Forstwirtschaft dienen kann. An diesem Kipppunkt steigt die phänotypische Variabilität stark an, was wahrscheinlich die Ausprägung kryptischer genetischer Variationen unter Stress widerspiegelt. Dieser Übergang von plastischer Pufferung zu evolutionärer Selektion, einst ein Merkmal marginaler Populationen in niedrigen Breitengraden (JUMP et al., 2006), entwickelt sich nun zu einem dominanten Prozess innerhalb des Kernbereichs der Art. Mit fortschreitendem Klimawandel nehmen die Nischen-/Randdynamik intensiver Selektion und reduzierter Vielfalt zu und verändern damit grundlegend die evolutionäre Entwicklung von *F. sylvatica* in ganz Europa.

Betroffene Gene haben Funktionen, die mit den Auswirkungen des Klimawandels übereinstimmen

Die funktionelle Divergenz der selektiven Signaturen zwischen Kohortenvergleichen (BA-SH vs. BA-JU) zeichnet einen klaren molekularen Zeitplan der Anpassungsreaktion von *F. sylvatica* auf den beschleunigten Klimawandel nach. Im älteren BA-SH-Vergleich, der einen Zeitraum relativ moderater klimatischer Veränderungen repräsentiert, standen die Selektionsziele in erster Linie im Zusammenhang mit biotischen Interaktionen und dem Sekundärstoffwechsel. Insbesondere beobachteten wir eine Anreicherung in immunitätsbezogenen Signalwegen, der Salicylsäure (SA)-Signalübertragung und dem Sphingolipidstoffwechsel. SA ist ein wichtiges Phytohormon für die Aktivierung von Antioxidantien und die Synthese von Sekundärmetaboliten (Wani et al., 2017), dessen Produktion jedoch bei hohen Temperaturen häufig unterdrückt wird, was zu einer Beeinträchtigung der Immunität führt (Saijo & Loo, 2019). Die gleichzeitige Anreicherung dieser Signalwege deutet darauf hin, dass sich die historische Selektion auf die Aufrechterhaltung des Gleichgewichts zwischen abiotischem und biotischem Stress und die Abwehr von Krankheitserregern konzentrierte. Im Gegensatz dazu spiegelt der jüngere Vergleich zwischen BA und JU eine Verlagerung hin zu Signalwegen wider, die für die Zellintegrität unter akutem abiotischem Stress unerlässlich sind. Die Anreicherung in den Bereichen zelluläre Signalübertragung, intrazellulärer Transport und Autophagie deutet auf eine Selektion von Mechanismen hin, die die Homöostase unter den thermischen und hydrischen Extremen des frühen 21. Jahrhunderts aufrechterhalten

(Kalinowska & Isono, 2018). Insbesondere die Anreicherung von Begriffen im Zusammenhang mit der Chromosomensegregation und der Telomerorganisation deutet darauf hin, dass Hitzestress möglicherweise bereits Auswirkungen auf die Fortpflanzungsfähigkeit hat. Dies zeigt, dass sich die primäre Herausforderung für Buchen von der „Optimierung des Wachstums und der biotischen Abwehr“ hin zur „Aufrechterhaltung der genomischen Integrität“ verlagert hat. Bei *Arabidopsis* ist bekannt, dass Hitzestress die männliche Meiose stört und zu einer verminderten Fruchtbarkeit führt (Liu et al., 2009). Unsere Ergebnisse deuten darauf hin, dass ähnliche hitzebedingte Rückgänge der Fortpflanzungsleistung während der Etablierung der JU-Kohorte als starker selektiver Filter bei Buchen gewirkt haben könnten, möglicherweise durch eine beeinträchtigte Samenproduktion bei den Elternbäumen oder eine verminderte Fitness der Nachkommen. Dieser Übergang von biotischen Abwehrmerkmalen zu abiotischen Resilienzpfeilen deutet auf eine grundlegende Veränderung des dominanten selektiven Filters hin. Während ältere Generationen in erster Linie durch lokale biotische Interaktionen und physiologische Optimierung geprägt waren, unterliegt die jüngste Generation einer raschen Selektion hinsichtlich des Überlebens und der genomischen Stabilität, da die Populationen über ihre angestammte klimatische Nische hinausgedrängt werden. Dies deutet darauf hin, dass die Beschleunigung des Klimawandels seit den 1980er Jahren historische ökologische Filter außer Kraft gesetzt und einen Zustand der raschen evolutionären Anpassung bei *F. sylvatica* erzwungen hat.

Verstärkte genetische Differenzierung in der JU-Klasse wird verursacht durch den Klimawandel

Die Strukturgleichungsmodellierung (SEM) zeigt eine grundlegende Verschiebung der Kräfte, die die Genomlandschaft von *F. sylvatica* bestimmen. In den älteren Kohorten (BA und SH) wurde die genetische Differenzierung in erster Linie durch Geografie und Geologie (Boden-pH-Wert) bestimmt, was die traditionellen Muster der Isolation durch Entfernung und der feinmaschigen lokalen Anpassung an stabile Standortbedingungen widerspiegelt (Pluess et al., 2016) (Abb. 6(a)(i),(ii)). In der jüngsten Wachstumsklasse (JU) erwies sich jedoch die klimatische Verschiedenheit als dominierender Treiber der Populationsdifferenzierung (Abb. 6(a)(iii)). Dieser Übergang deutet darauf hin, dass die aktuelle Klimaselektion nun die Anpassung an historisch stabile, standortspezifische Variablen ablöst. Das Aufkommen des Klimas als primärer Treiber deutet auf eine fortschreitende Entkopplung zwischen der lokalen Anpassung der Vorfahren und der zukünftigen Fitness hin. Während *F. sylvatica* in der Vergangenheit lokale edaphische und räumliche Signale verfolgt hat, führt die Beschleunigung des Klimawandels zu einem neuen selektiven Filter, der zu einer erheblichen genomischen Belastung oder Fehlanpassung führen kann. Da Populationen in höhere Lagen oder neue klimatische Zustände gedrängt werden (Frank et al., 2017), besteht die Gefahr phänologischer Fehlanpassungen, wie z. B. veränderte Zeitpunkte des Austriebs oder der Seneszenz, wodurch Bäume späten Frühlingsfrösten oder verkürzten Vegetationsperioden ausgesetzt sind (Leuschner et al., 2023), zumindest wenn das erhebliche Anpassungspotenzial in diesem Bereich erschöpft ist.

Unsere Erkenntnis, dass das Klima die Struktur der ältesten Wachstumsklasse nicht unabhängig vorhersagen konnte, muss mit Vorsicht interpretiert werden, da die im SEM verwendeten Klimadaten (2000–2015) eher die Umwelt während der Etablierungsphase der jüngsten Wachstumsklasse als die des frühen 20. Jahrhunderts widerspiegeln. Dennoch liefert die Tatsache, dass sich die genetische Struktur der jüngsten Wachstumsklasse im Gegensatz zu ihren Vorgängern bereits an dieses aktuelle Klima angepasst hat, einen starken Beweis für eine schnelle evolutionäre Anpassung. Dies deutet darauf hin, dass die heutige Verbreitung der Europäischen Buche in eine Phase eintritt, in der die adaptiven Signale der Vorfahren durch die dringende Notwendigkeit, den anthropogenen Klimawandel zu überleben, überlagert werden.

Unsere Ergebnisse deuten darauf hin, dass die mikroevolutionäre Anpassung an den aktuellen Klimawandel in einem bemerkenswert kurzen Zeitraum stattfindet. Während Saleh et al. (2021) eine schnelle Anpassung in französischen *Quercus petraea*-Populationen über vier Alterskohorten hinweg, die sich über 340 Jahre (1680–2008) erstrecken, nachweisen konnten, beobachteten wir analoge genomische Verschiebungen innerhalb eines Zeitraums von nur 100 Jahren. Trotz dieses deutlich kürzeren Zeitrahmens zeigen unsere Ergebnisse eine funktionale Konvergenz: Beide Studien identifizierten Pathogenresistenz und abiotische Stressreaktion als primäre Ziele der Selektion mittels Gene Ontology (GO)-Anreicherungsanalyse.

4.2 AP2 Interaktionen von lokaler Anpassung anderer Merkmale mit der Dürretoleranz

4.2.1 Projektziele AP2

Im Vorfeld des Projektantrages wurden vom Projektträger Bedenken dahingehend geäußert, dass eine evolutionäre Verbesserung der Dürretoleranz sich negativ auf andere, fitness-relevante oder gewünschte Merkmale auswirken könnte. Dies wäre insbesondere dann sehr unerwünscht, wenn es starke Hinweise für eine lokale Anpassung von wichtigen Merkmalen gäbe.

Solche gegenläufige Abhängigkeiten oder „Trade-offs“ zwischen Merkmalen sind von Forstbäumen gut bekannt (Franklin *et al.*, 2014). So geht die Selektion auf schnelles Wachstum in der Regel mit einer Abnahme der Holzqualität einher (Climent *et al.*, 2024). Auch die Resistenz gegen Schädlinge und Krankheiten kann unter einer forcierten Wachstumsselektion leiden (Cope *et al.*, 2021). In zwischenartlichen Vergleichen gibt es einen Zusammenhang zwischen der Dürresistenz und schnellem Wachstum auf der einen und einer erhöhten Regenerationsfähigkeit nach Dürreschädigung und einem langsameren Wachstum auf der anderen Seite (Tao *et al.*, 2024). Rezente Literatur legte auch einen Zusammenhang zwischen phänologischen Eigenschaften und der Dürresistenz nahe (Xie *et al.*, 2015), wobei dieser Zusammenhang als nicht gut untersucht charakterisiert wurde (Charrier *et al.*, 2021).

Solche wechselseitigen Merkmalsabhängigkeiten haben im Wesentlichen drei mögliche Ursachen. Zum einen genetische Korrelationen (Pleiotropie), da das Produkt eines einzelnen Gens bzw. der Effekt eines Expressionsregulierenden Locus (eQTL) mehr als ein Merkmal beeinflussen kann oder das Produkt eines Gens zu einem Stoffwechselweg bzw. Entwicklungstrajektorie mit mehreren nachgeschalteten Effekten gehört. Zum anderen können sich relevante Genorte für zwei verschiedene Merkmale in unmittelbarer physischer Nähe auf einem Chromosom befinden, wodurch ihre Allele weniger wahrscheinlich durch Rekombination getrennt und eher zusammen vererbt werden (Kopplungsungleichgewicht (Chebib & Guillaume, 2021)). Als drittes kommt eine gleichsinnige Selektion auf inhärent eigentlich unabhängige Merkmale in Frage.

Ziel dieses Arbeitspaketes war es daher, zunächst auf eine lokale Anpassung der untersuchten Merkmale zu testen und dann eventuelle Merkmalsabhängigkeiten mit der Dürresistenz zu identifizieren, bzw. die identifizierten relevanten genetischen Loci auf physische Nähe zueinander zu überprüfen.

Die Anzahl der Merkmale eines Organismus hängt allerdings nur vom Erfindungsreichtum des Beobachters ab und ist damit potentiell unendlich groß. Daher wurde auch das empirische Kopplungsungleichgewicht der Buche genomweit untersucht, um anhand der physischen Nähe relevanter SNP-Marker eine Abschätzung physischer Merkmalsabhängigkeiten bei der Buche vorzunehmen.

4.2.2 Material und Methoden

Da die Phänotypisierung der Buchen mit Hilfe von Fernerkundungsdaten vorgenommen wurde, berücksichtigt diese Untersuchung nur die BA Klasse, also die Kronenbäume. Im Antrag wurden Genotyp-Umwelt Assoziationsstudien (GEA) für dieses Arbeitspaket vorgesehen. Allerdings gibt es zunehmend Zweifel an den zugrunde liegenden Annahmen, insbesondere der notwendigen Annahme, dass die untersuchten Populationen lokal angepasst sind e.g. (Alvarado *et al.*, 2022; Lasky *et al.*, 2023), was für gepflanzte Buchenbestände nicht notwendigerweise angenommen werden kann (siehe AP4).

Es wurde deshalb eine völlig neue Methode für Genomweite Assoziationsstudien entwickelt, die auf Allelfrequenzen und phänotypischen Populationsmittelwerten beruht (popGWAS, (Pfenninger, 2025)). Diese Methode hat gegenüber traditionellen Ansätzen den Vorteil, dass sie bei gleichem

Genotypisierungsaufwand wesentlich größere statistische Stärke aufweist und sich obendrein auf die Unterschiede zwischen Populationen bzw. Ständen fokussiert, was für die Forstwirtschaft wesentlich relevanter ist, als der Unterschied zwischen Individuen (Pfenninger, 2025).

Test auf lokale Anpassung

Mit Hilfe dieser Methode wurde die genomische Basis der phänologischen Populationsunterschiede (Pfenninger *et al.*, 2025b) und der Dürresistenz (Pfenninger *et al.* unpubliziert) bei der Buche aufgeklärt. Aus diesen Untersuchungen wurde die Berechnung des nicht phänotypisch plastischen Anteils der Merkmalsvariabilität übernommen. Daraus wurde durch Korrelation mit langfristigen Umweltfaktoren auf lokale Anpassung dieser Merkmale getestet. Die getesteten Umweltfaktoren und die entsprechenden Erwartungen im Falle einer lokalen Anpassung sind in Tabelle 1 aufgeführt.

Tabelle 1. Erwartung der Umweltkorrelation im Falle lokaler Anpassung.

Merkmal	Umweltvariable	Erwartung
Genetisch bedingte Verschiebung des Blattaustriebsdatums relativ zum durch Umweltvariabilität zu erwartendem Datum.	Geographische Länge als Proxy für Tageslänge im Frühjahr.	Die Tageslängenunterschiede entlang des besammelten Gradienten sind stärker als die klimatischen Unterschiede, insbesondere was das Auftreten von Spätfrösten betrifft. Es ist deshalb eine negative Korrelation zwischen dem relativen genetisch bedingten Blattaustriebsdatum und der geographischen Länge zu erwarten.
Genetisch bedingte Verschiebung des Blattfalldatums relativ zum durch Umweltvariabilität zu erwartendem Datum.	Mittlere Tageshöchsttemperatur im Dezember in der Klimanormalperiode von 1960-1990 als Proxy für das Austreten des ersten Frostes.	Zur Vermeidung von Frostschäden ist es für die Buche notwendig, die Blätter vor dem ersten Frost abgeworfen zu haben. Es ist deshalb eine positive Korrelation zwischen den langfristigen Temperaturen im Frühwinter und dem Blattabwurfdatum zu erwarten.
Genetisch bedingte Veränderung des erfahrenen Dürrestress relativ zum durch Umweltvariabilität zu erwartendem Stress.	Position der Population entlang des Klimagradienten von feucht-kühlen Standorten zu warm-trockenen Standorten.	An regelmäßig auftretende Dürreperioden angepasste Populationen in warm-trockenen Gegenden sollten bei auftretender Dürre weniger Dürrestress erfahren als solche aus kühl-feuchten Standorten. Es ist also eine negative Korrelation zu erwarten.

Merkmalskorrelationen

Es wurden die Korrelationen zwischen den genetischen Anteilen der Merkmale Blattaustriebs- bzw. Blattfalldatum einerseits und Dürresistenz andererseits untersucht.

Kopplungsungleichgewichts bei der Buche

Zur Einordnung der Reichweite des Kopplungsungleichgewichts bei der Buche werden die entsprechenden Ergebnisse aus (Pfenninger *et al.*, 2021) angegeben.

Nähe der genomische Positionen von den Merkmalen unterliegenden Loci

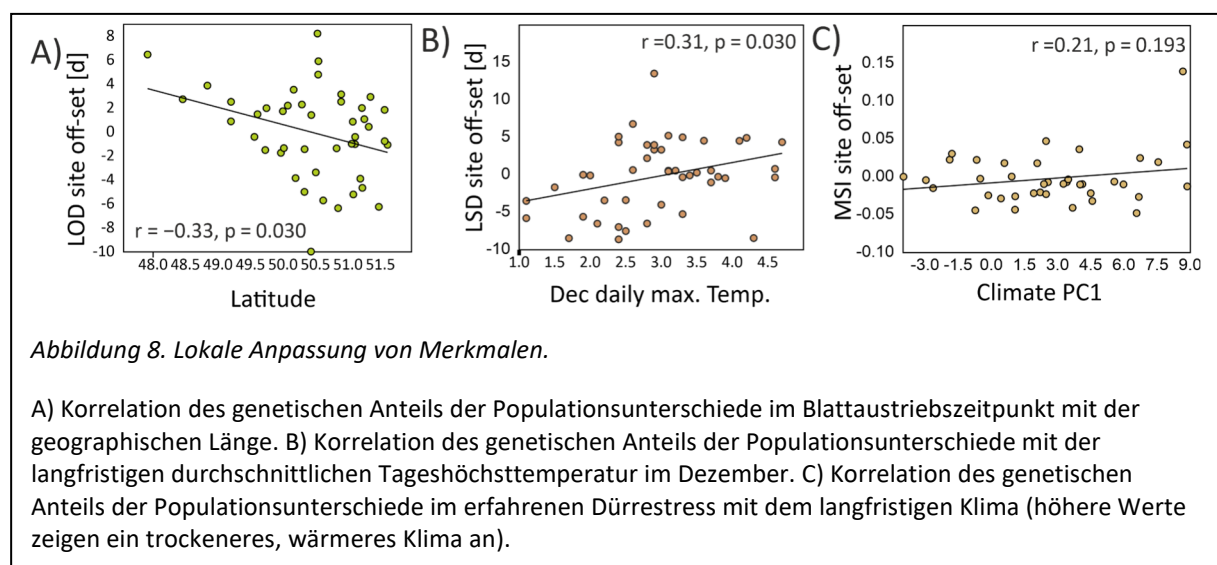
Es wurde untersucht, ob sich die den untersuchten Merkmalen mit hoher Sicherheit unterliegenden Loci auf dem Genom in relativer Nähe zueinander befinden. Dabei wurde sehr konservativ ein Bereich von ± 10 kb als Nahbereich angenommen. Für Blattaustriebs- und Blattfalldatum wurde auf die SNP Koordinaten (Chromosom, Position) der mit hoher Sicherheit identifizierten Loci für Unterschiede zwischen Populationen aus (Pfenninger *et al.*, 2025b) zurückgegriffen. Für die Dürre SNPs wurden die entsprechenden Ergebnisse von (Pfenninger *et al.* unpubliziert,) berücksichtigt, aber auch die Loci aus (Pfenninger *et al.*, 2025a), die eher für Dürresistenzunterschiede zwischen Individuen verantwortlich sind.

Es wurden zusätzlich noch die Ergebnisse einer Bachelorarbeit von 2023 über genomische Anpassungen an unterschiedliche Boden-pH in den Vergleich aufgenommen (Lukas Schroeder, 2023), da in einer rezenten Arbeit ein entsprechender Zusammenhang gefunden wurde (Cuervo-Alarcon *et al.*, 2021). Diese Arbeit identifizierte 85 SNPs, die mit hoher statistischer Sicherheit mit Unterschieden im Boden-pH in Zusammenhang stehen.

4.2.3 Resultate

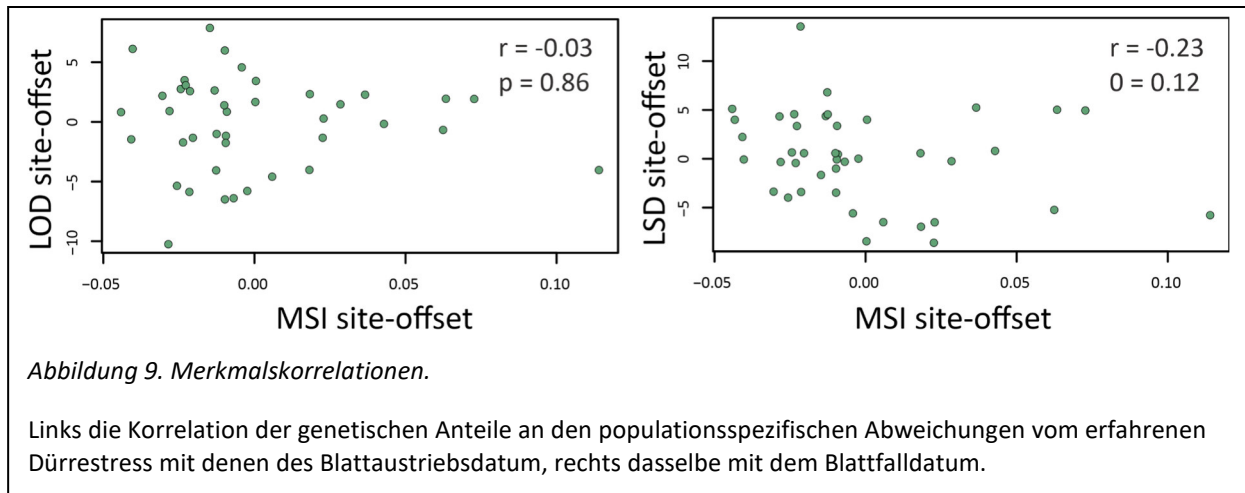
Phänologie ist lokal angepasst, Dürresistenz nicht

Für die beiden phänologischen Merkmale wurde eine mäßige, aber signifikante Korrelation (Blattaustrieb $r = -0.33$, $p = 0.030$, Blattfall $r = 0.31$, $p = 0.030$) entsprechend der Erwartungen gefunden (Pfenninger *et al.*, 2025b). Trotz erheblicher Variation in der genetisch bedingten Veränderung des erfahrenen Dürrestress (MSI) relativ zum durch Umweltvariabilität zu erwartendem Stress (Spanne $-0.05 - 0.14$ MSI-Einheiten) wurde keine signifikante Korrelation beobachtet ($r = 0.21$, $p = 0.193$).



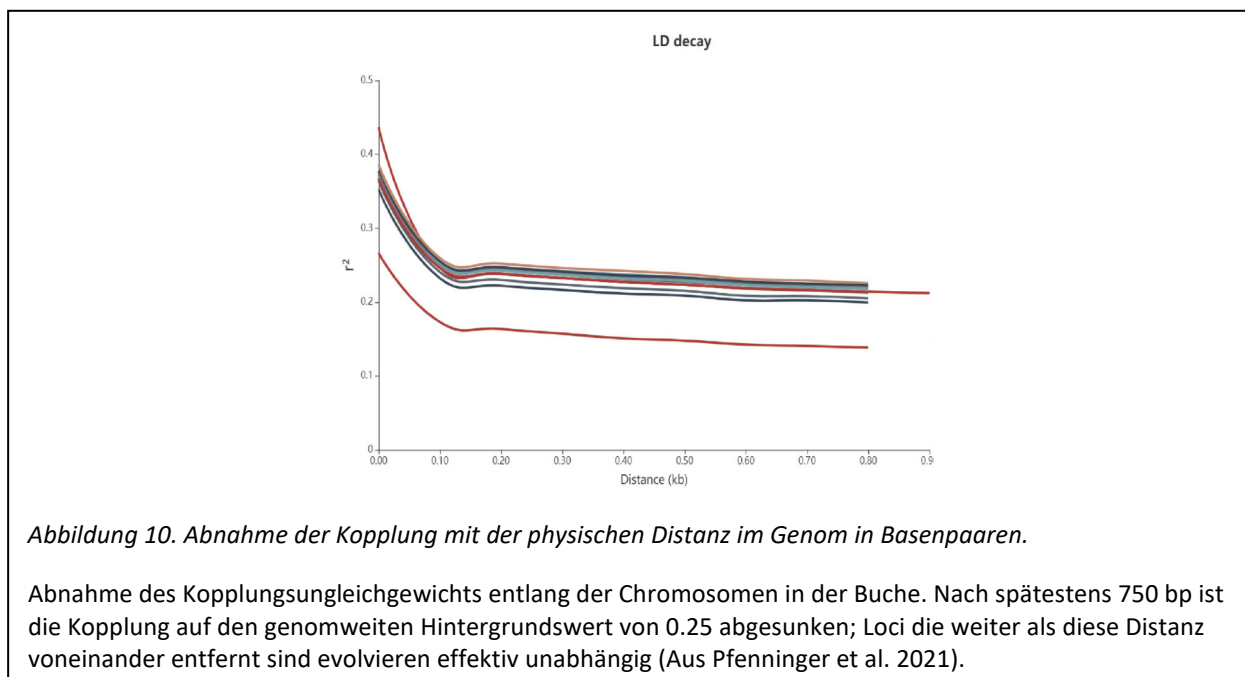
Genetische Anteile der Merkmalsausprägung sind unabhängig voneinander

Die genetischen Anteile der phänologischen Merkmale waren beide unabhängig von denen der Dürresistenz (Blattaustrieb gegen Dürresistenz $r = -0.03$, $p = 0.86$, Blattfall gegen Dürresistenz $r = 0.23$, $p = 0.12$). Die beiden phänologischen Merkmale waren ebenfalls unabhängig voneinander (Pfenninger *et al.*, 2025b).



Geringe durchschnittliche Kopplungsreichweite

Die Ergebnisse aus (Pfenninger *et al.*, 2021) legen nahe, dass Loci, die mehr als 0.75 kb voneinander entfernt sind, als unabhängig voneinander betrachtet werden können.



Wichtige Merkmalsloci im Genom physisch weit voneinander entfernt

Zwei Loci auf Chromosom 7 im Abstand von 4578 bp wurden in den beiden respektiven Studien als relevant für die Unterschiede zwischen Populationen bzw. Individuen in der Dürresistenz identifiziert und beziehen sich deshalb möglicherweise auf dasselbe Gen. Ein benachbarter Locus (4214 bp) wurden beim Boden-pH bzw. der Populationsdürresistenz gefunden; ebenso ein Locus, der die Anpassung an den Boden-pH mit dem Blattaustriebsdatum in Zusammenhang bringt (2518 bp).

Alle anderen Loci waren mindestens 21 kb voneinander entfernt. Im Durchschnitt betrug die Entfernung zwischen zwei relevanten Loci auf demselben Chromosom 1,8 Mbp.

4.2.4 Diskussion

Lokale Anpassung

Für die beiden phänologischen Merkmale wurden signifikante Zeichen für eine lokale Anpassung gefunden (Pfenninger *et al.*, 2025b), für die Dürresistenz jedoch nicht. Letzteres entspricht den Erwartungen aus den Ergebnissen von AP1: während der selektionsrelevanten Etablierungsphase und selbst dem größten Teil der bisherigen Lebenszeit der momentanen Kronenbäume war Dürre bei der Buche kein relevanter Selektionsfaktor; entsprechende Ereignisse konnten innerhalb der ancestralen Nische durch phänotypische Plastizität gepuffert werden.

Bei den phänologischen Merkmalen entsprachen die Befunde den Erwartungen. Bei dem Blattaustriebsdatum gab es eine Korrektur für die latitudinal unterschiedliche Tageslänge; je weiter im Norden, desto früher der relative Blattaustrieb, weil die Tageslänge in dem untersuchten Gebiet kein relevantes Signal für Spätfröste darstellt. Das Blattfalldatum hat sich an den lokal zu erwartenden ersten Frost angepasst, um Frostschädigungen zu vermeiden. Die Selektionsdrücke, die zu einer lokalen Anpassung der phänologischen Daten geführt hat, waren entweder unabhängig vom Klima und seinen Veränderungen (Tageslänge in Abhängigkeit von der geogr. Länge) oder im letzten Jahrhundert noch relevanter (Datum des ersten Frostes) (Pfenninger *et al.*, 2025b).

Beide phänologischen Anpassungen waren jedoch nicht sehr ausgeprägt ($r \sim 0.31-0.33$), was möglicherweise u.a. damit zu tun hat, dass höchstwahrscheinlich ein gewisser Anteil der untersuchten Schläge nach Kahlschlägen mit nicht lokal angepassten Setzlingen aufgeforstet wurde (siehe AP4). Leider lagen uns keine Informationen über die Bewirtschaftungsgeschichte der untersuchten Flächen vor, so dass diese begründete Vermutung eine zu untersuchende Hypothese darstellt.

Keine Merkmalskorrelationen

Zwischen den phänologischen Merkmalen und der Dürresistenz wurden weder auf phänotypischer Ebene eine Korrelation noch im Genom eine Überlappung der relevanten Loci festgestellt. Dies ist im Einklang mit anderen Studien, bei denen ebenfalls kein Zusammenhang zwischen diesen Merkmalen in der Buche festgestellt werden konnte (Krajmerová *et al.*, 2017). Obwohl Studien bei anderen Pflanzen durchaus einen physiologischen Zusammenhang zwischen phänologischen Merkmalen und Dürresistenz nahelegen (Salvi *et al.*, 2021; Muhammad Aslam *et al.*, 2022; Fernández-Molano *et al.*, 2025), erlaubt die polygenische Natur der Merkmale bei der Buche offenbar eine unabhängige Evolution dieser wichtigen Eigenschaften. Da ein niedriger Boden-pH oft mit wasserdurchlässigen Kalkböden einhergeht, ist der entsprechend hier gefundene Überlapp keine Überraschung, eher ihr geringer Umfang (Cuervo-Alarcon *et al.*, 2021). Auch ein Zusammenhang zwischen der Phänologie und dem Boden-pH wurde bereits beschrieben (Arend *et al.*, 2016).

Dies ist angesichts der geringen Reichweite des Kopplungsungleichgewichtes von wenigen hundert Basenpaaren in der Buche grundsätzlich auch für die meisten anderen Eigenschaften zu erwarten, insbesondere, wenn sie von vielen Loci mit relativ geringem Effekt kodiert werden (Tautz *et al.*, 2026).

4.3 AP3 Auswirkung von Dürre auf den Jungwuchs in Abhängigkeit vom Genotyp

4.3.1 Projektziele AP 3

In diesem Arbeitspaket sollte experimentell untersucht werden, ob es eine Abhängigkeit der Überlebensdauer von Keimlingen unter absoluter Dürrebedingungen von dem unterliegenden Genotyp gibt. Ziel war es, festzustellen, ob die Dürresistenz von Keimlingen auf andere Eigenschaften bzw. Genorte zurückgeht als die allgemeine Dürresistenz, was ggf. Berücksichtigung in den Modellierungen des AP4 hätte finden sollen.

Ursprünglich war geplant, diese Analyse auf die in Pfenninger *et al.*, (2021) identifizierten Genorte für Dürresistenz zu beschränken, bzw. nur die beiden extremen Phänotypklassen zu kontrastieren. Durch die Entwicklung des popGWAS-Ansatzes (Pfenninger, 2025) war es jedoch möglich, eine umfassendere Analyse über alle phänotypischen Klassen mit wesentlich höherer statistischer Power durchzuführen.

4.3.2 Material und Methoden

Probenvorbereitung und Anzucht

Ca. 2.000 Bucheckern wurden im Herbst 2024 unter zufällig ausgewählten Buchen im Taunus gesammelt. Es wurde darauf geachtet, unter jedem Baum maximal 10 Bucheckern aufzulesen, danach wurde erst mindestens 30 Meter entfernt wieder gesammelt. Zur Sterilisation der Oberfläche wurden die Samen mit 5–10 % NaOCl behandelt, zweimal mit deionisiertem Wasser gewaschen und anschließend oberflächlich auf Zellstoff getrocknet. Die Stratifizierung erfolgte durch Lagerung bei 2 °C, 5 °C und erneut 2 °C für jeweils mehrere Wochen. Anschließend wurden die Kerne für 24 Stunden gewässert und bis zur Keimung bei 3 °C gelagert. Weitere 2.000 Bucheckern wurden von einer Samenbank bezogen, wo sie bis zum Versand in Oerrel gefroren gelagert worden waren. Nach dem Eintreffen im Institut wurden die gekeimten Nüsse unmittelbar gewogen, vermessen und eingepflanzt. Alle Pflanzen wurden in einer Klimakammer bei 20 °C und 1.000 Lux angezogen und alle zwei bis drei Tage bewässert.

Experimenteller Aufbau

Sobald eine Pflanze zwei voll entwickelte Blätter aufwies, wurde sie für das Trockenstress-Experiment in eine Klimakammer überführt. Zu Versuchsbeginn wurden folgende Merkmale erfasst: Wuchshöhe, Stammdurchmesser, Kronendurchmesser sowie Länge und Breite jedes Blattes. Zwei 5 mm große Stanzproben wurden aus den Keimblättern (Kotyledonen) entnommen und für die spätere Pool-Sequenzierung sofort bei -80 °C eingefroren.

Die Bedingungen in der Kammer waren wie folgt eingestellt: ein Tag-Nacht-Rhythmus von 16:8 Stunden, eine konstante Luftfeuchtigkeit von 60 % und eine Temperatur von 20 °C. Mit Versuchsbeginn wurde die Bewässerung bis zum Tod der Pflanze eingestellt. Der Zeitpunkt des Todes wurde als vollständiges Welken der Primärblätter definiert. Die Leistungsfähigkeit des Photosystems II wurde wöchentlich gemessen. Am Ende des Experiments (Pflanzentod) wurden erneut die morphologischen Merkmale sowie die Wurzellänge gemessen. Die Pflanzen wurden für 24 Stunden bei 60 °C getrocknet, um anschließend die ober- und unterirdische Biomasse zu wiegen.

Zur statistischen Analyse wurde ein hierarchisches Bayes-Modell mittels *brms* (Stan) eingesetzt, um die Korrelation der Trockenresistenz mit den erfassten Merkmalen zu prüfen, wobei die Herkunft als Zufallseffekt im Modell berücksichtigt wurde.

DNA-Extraktion, Pool-Bildung und Sequenzierung

Genomische DNA wurde aus 12,5 mm² großen Blattstücken mit dem *NucleoMag Plant Kit* (Macherey Nagel, Düren, Deutschland) extrahiert. Die Proben wurden basierend auf ihrer Überlebensdauer im

Dürrexperiment in acht Pools gruppiert. Die DNA-Pools wurden durch Kombination äquimolarer Mengen der jeweiligen Individuen erstellt. Die Erstellung der Sequenzierbibliotheken (350 bp Insert-Größe) erfolgte durch Novogene (Cambridge, UK). Die Sequenzierung wurde auf der *Illumina NovaSeq 6000*-Plattform (150 bp Paired-End) mit einer Zielabdeckung von 40X pro Pool durchgeführt. Die Rohdaten sind über das European Nucleotide Archive (ENA) unter der Zugangsnummer PRJEB64934 verfügbar.

Datenverarbeitung und Mapping

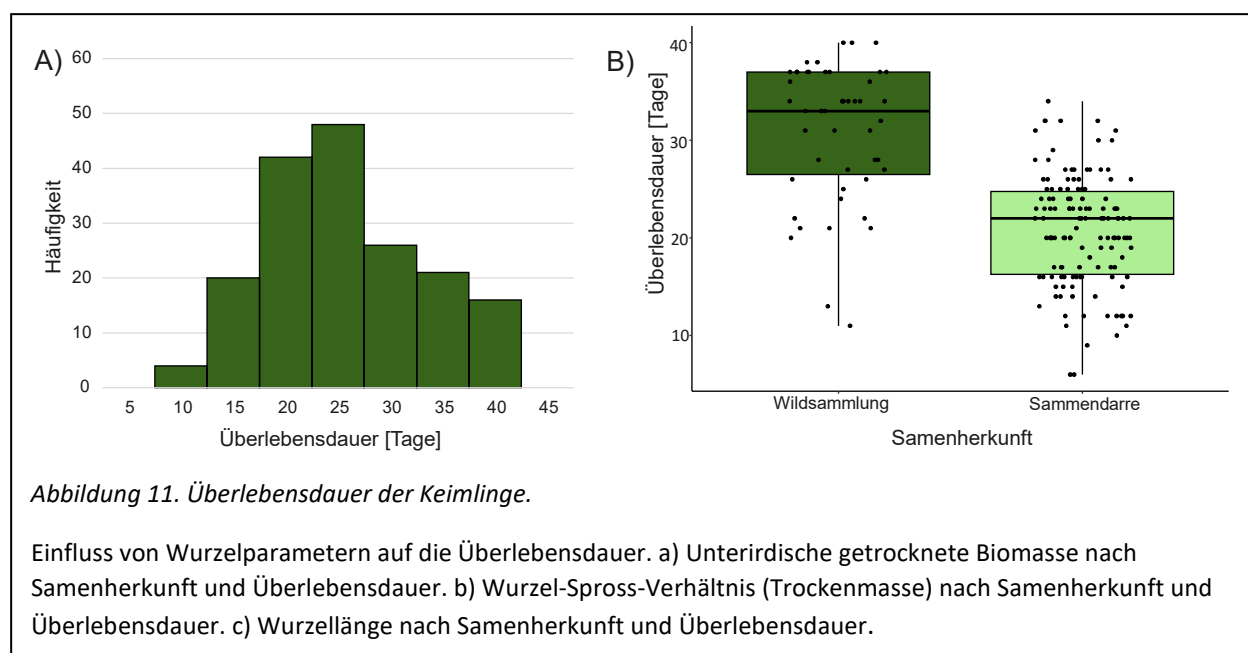
Nach einer ersten Qualitätskontrolle mit *FastQC* wurden die Reads mit *Trimmomatic v0.3.9* getrimmt, mit *PEAR v.0.9.11* zusammengeführt (merged) und mit *BWA-MEM v.0.7.17* gegen das Referenzgenom (Mishra et al., 2022) ausgerichtet. Die Nachbearbeitung des Alignments (Sortierung, Merging, Duplikatentfernung) erfolgte mit *SAMtools v.1.10* und *Picard v.2.20.8*. Die finalen Qualitätsmetriken wurden mit *Qualimap v.2.2.1* erstellt, bevor die Alignments mit *SAMtools* in das mpileup-Format konvertiert wurden.

Mit der Toolbox *Popoolation2* wurde das mpileup-Format in ein Sync-File überführt und Indels wurden entfernt. Ein benutzerdefiniertes Python-Skript konvertierte die Rohdaten in Allelfrequenzen relativ zum Referenzallel. Der Datensatz wurde nach Qualität gefiltert, wobei nur SNPs mit einer Mindestdiefe von 15X pro Pool, einer Minor-Allel-Frequenz (MAF) $> 0,1$ und $< 25\%$ fehlenden Daten beibehalten wurden. Um die Unabhängigkeit der Marker zu gewährleisten und Effekte des Kopplungsungleichgewichts (Linkage Disequilibrium) zu minimieren, wurden 10.000 zufällige Positionen mit einem Mindestabstand von 50 kb ausgewählt.

popGWAS und funktionale Annotation

Um genetische Varianten zu identifizieren, die mit der Trockenresistenz assoziiert sind, wurde eine popGWAS durchgeführt. Dieser Ansatz nutzt eine lineare Regression zwischen den acht Pools und den Mittelwerten der Überlebensdauer, um zu testen, ob es Allelfrequenzen gibt, die über die Pools hinweg mit der Überlebenszeit korrelieren. Signifikante Assoziationen wurden mittels QQ-Plot und Manhattan-Plot (R-Paket qqman) visualisiert.

Zur biologischen Charakterisierung der Kandidaten-Loci wurden Gene identifiziert, die mit den obersten 0,05 % der outlier-SNPs assoziiert sind, indem die SNP-Koordinaten mit der Genom-



Annotation (*F. sylvatica* GFF3-Datei) abgeglichen wurden. Ein SNP wurde einem Gen zugeordnet, wenn seine Position innerhalb des im GFF3 definierten genomischen Bereichs lag. Gene Ontology (GO)-Begriffe und funktionelle Domänen wurden dem Buchengenom zuvor mittels *InterProScan* (Stand Jan. 2025) zugewiesen. Abschließend wurde eine GO-Anreicherungsanalyse für „Biologische Prozesse“ mit dem R-Paket topGO durchgeführt. Überrepräsentierte Begriffe wurden mittels Fishers exaktem Test („classic“-Algorithmus) identifiziert, wobei ein Signifikanzschwellenwert von 0.05 angewendet wurde.

4.3.3 Resultate

Überlebensdauer

Die Länge der Überlebensdauer schwankte bis über 30 Tage zwischen den Keimlingen. Die ersten vertrockneten bereits nach sechs Tagen ohne Wasser, während die zähesten diese Behandlung volle 40 Tage durchhielten (Abb. 11). Dies deutet darauf hin, dass eine differentielle Dürresistenz im Keimlingsstadium potentiell ein sehr starkes Selektionskriterium sein kann. Es gab einen großen systematischen Unterschied in der Dürresistenz zwischen den in der Natur gesammelten Bucheckern und jenen aus der Samendarre. Die von zufällig ausgewählten Bäumen gesammelten Bucheckern aus dem Wald hielten im Durchschnitt 31 Tage (95% HDI = 29 – 33) der Dürrebehandlung stand, während die kommerziell gekauften nach durchschnittlich 21 Tagen verdorrt waren (95% HDI = 20 – 22). Dieser Unterschied von 10 Tagen war hochsignifikant (95% HDI = 8-13 Tage, posteriore Wahrscheinlichkeit > 0 = 100%, Effektgröße Cohen's D = 1,6). Insbesondere unter den besonders resistenten Exemplaren waren fast keine der Samendarre zu finden.

Tabelle 2. Einfluss der gemessenen phänotypischen Eigenschaften auf die Überlebensdauer.

Model	Parameter	Estimate	Est.Error	l-95% CI	u-95% CI
brm(length of survival ~ below.ground bm + origin)	Intercept	0.7	0.12	0.46	0.94
	below.ground bm	0.45	0.06	0.33	0.58
	origin seed bank	-0.96	0.14	-1.23	-0.68
brm(length of survival ~ root shoot + origin)	Intercept	0.75	0.12	0.52	0.97
	root shoot	0.44	0.06	0.33	0.56
	origin seed bank	-1.01	0.14	-1.28	-0.75
brm(length of survival ~ start length + origin)	Intercept	1.02	0.12	0.8	1.25
	start length	0.1	0.06	-0.01	0.21
	origin seed bank	-1.37	0.14	-1.64	-1.11
brm(length of survival ~ start stem + origin)	Intercept	0.82	0.14	0.56	1.08
	start stem	0.03	0.07	-0.11	0.16
	origin seed bank	-1.17	0.16	-1.48	-0.86
brm(length of survival ~ above.ground bm + origin)	Intercept	0.83	0.12	0.58	1.07
	above.ground bm	0.4	0.06	0.28	0.52
	origin seed bank	-1.12	0.14	-1.38	-0.85
brm(length of survival ~ start canopy + origin)	Intercept	0.95	0.11	0.73	1.18
	start canopy	0.16	0.06	0.05	0.28
	origin seed bank	-1.3	0.13	-1.57	-1.04
brm(length of survival ~ seed weight + origin)	Intercept	0.98	0.12	0.74	1.22
	seed weight	0.01	0.06	-0.12	0.14
	origin seed bank	-1.34	0.14	-1.61	-1.06
brm(length of survival ~ start leaf area + origin)	Intercept	0.82	0.12	0.59	1.07
	start leaf area	0.26	0.06	0.14	0.38
	origin seed bank	-1.12	0.15	-1.41	-0.83
brm(length of survival ~ end length + origin)	Intercept	0.99	0.11	0.76	1.21
	end length	0.18	0.06	0.06	0.29
	origin seed bank	-1.32	0.13	-1.59	-1.06
brm(length of survival ~ Fv.Fm + origin)	Intercept	1	0.12	0.76	1.25
	Fv.Fm	0	0.06	-0.12	0.13
	origin seed bank	-1.36	0.15	-1.65	-1.06
brm(length of survival ~ root length + origin)	Intercept	1.1	0.12	0.86	1.33
	root length	0.32	0.06	0.21	0.43
	origin seed bank	-1.39	0.14	-1.65	-1.12
brm(length of survival ~ end stem + origin)	Intercept	0.8	0.13	0.55	1.05
	end stem	0.22	0.06	0.1	0.34

	origin seed bank	-1.13	0.15	-1.41	-0.85
brm(length of survival ~ end canopy + origin)	Intercept	0.93	0.11	0.71	1.14
	end canopy	0.28	0.06	0.16	0.39
	origin seed bank	-1.25	0.13	-1.51	-0.98
brm(length of survival ~ end leaf area + origin)	Intercept	0.76	0.11	0.55	0.98
	end leaf area	0.38	0.06	0.26	0.5
	origin seed bank	-1.04	0.13	-1.3	-0.78
brm(length of survival ~ PI inst + origin)	Intercept	1.05	0.12	0.8	1.29
	PI inst	0.08	0.07	-0.05	0.21
	origin seed bank	-1.42	0.15	-1.7	-1.13
brm(length of survival ~ plant day + origin)	Intercept	1.15	0.18	0.8	1.51
	plant day	-0.12	0.1	-0.32	0.08
	origin seed bank	-1.56	0.23	-2.02	-1.11
brm(length of survival ~ germ day + origin)	Intercept	0.6	0.28	0.06	1.13
	plant day	-0.25	0.16	-0.56	0.05
	origin seed bank	-0.82	0.37	-1.5	-0.09



Abbildung 12. Beziehung gemessener Merkmale zur Überlebenszeit.

Oben: Hauptkomponentenanalyse der phänotypischen Merkmale. Hauptsächlich Wurzel- bzw. Biomasseparameter waren mit der Überlebensdauer unter Dürrestress assoziiert.

Unten: Während es zunächst eine klare lineare Beziehung zwischen einer größeren relativen Wurzelmasse zur Überlebenszeit gibt, gibt es bei 40 Tagen permanentem Dürrestress eine harte obere Grenze.

Assoziation phänotypischer Merkmale mit der Überlebensdauer

Insbesondere Wurzelmerkmale, d. h. eine höhere unterirdische Biomasse, das Wurzel-Spross-Verhältnis und längere Wurzeln, waren stark positiv mit der Überlebensdauer korreliert (Unterirdische Biomasse: SD, 95 % CI [0,33; 0,58]; Wurzel-Spross-Verhältnis: SD, 95 % CI [-1,28; -0,75]; Wurzellänge: SD, 95 % CI [0,21; 0,43], Tabelle 2). Dies zeigte sich auch in der Hauptkomponentenanalyse. Allerdings waren die Beziehungen nur am Anfang linear, ab Tag 40 hat auch ein höherer Merkmalswert nicht mehr zur Verlängerung der Überlebensdauer beigetragen; es gab eine harte Grenze (Abb. 14).

Genomische Analyse

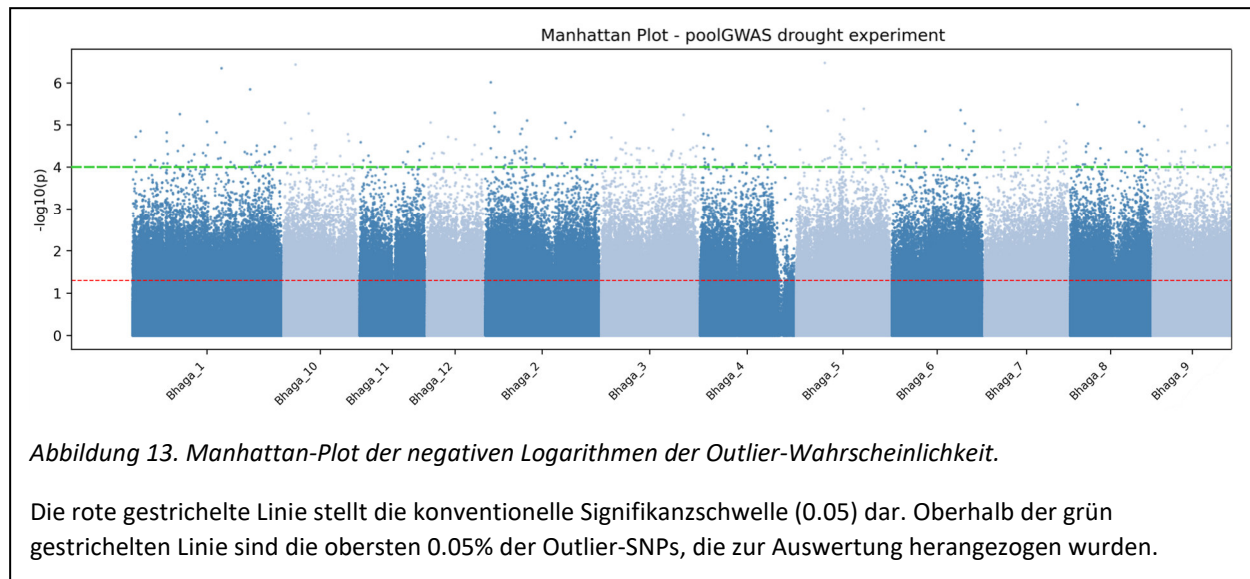
Eine Hauptkomponentenanalyse (PCA), die auf allen gemessenen Merkmalen basierte (PC1: 30,3 %; PC2: 14,1 % Varianz), zeigte, dass die Überlebensdauer die Daten am besten erklärte. Wir nutzten dieses Merkmal, um die Individuen für die popGWAS in acht Cluster zu gruppieren – von der kürzesten bis zur längsten Überlebensdauer unter Trockenstress.

Nach der Qualitätsfilterung wiesen die Pools eine mittlere Abdeckung (Coverage) von 16X auf. Aus ursprünglich 21 Millionen Positionen identifizierten wir 4,4 Millionen SNPs. Der QQ-Plot zeigte keine systematische Inflation wobei die beobachteten p-Werte eng der Nullverteilung folgten, mit Ausnahme einer Teilmenge von SNPs im oberen Bereich („Tail“), was auf echte Assoziationssignale hindeutet.

Manhattan-Plot

Die GO-Anreicherungsanalyse (Enrichment Analysis) der signifikantesten 0,05 % der SNPs (2.183 SNPs) ergab eine signifikante Überrepräsentation von Genen, die an folgenden Prozessen beteiligt sind:

- DNA-Reparatur und Genomintegrität (einschließlich Rekombinationsreparatur, GO:0000725, und Doppelstrangbruch-Reparatur, GO:0006302,).
- Stress- und biotische Abwehrreaktionen.
- Ionentransport.
- Zellzyklusregulation.



4.3.4 Diskussion

Die Ergebnisse dieser Studie liefern Einblicke in die physiologischen und genomischen Grundlagen der Trockentoleranz von *Fagus sylvatica*-Keimlingen. Die Ergebnisse sowohl der phänotypischen Merkmalsassoziationen als auch aus genomischen Analysen bestätigen die Ergebnisse der AP1 und AP4.

Phänotypische Prädiktoren des Überlebens bei Trockenheit

Der starke positive Zusammenhang zwischen Wurzelmerkmalen und der Überlebensdauer steht im Einklang mit der gut belegten Bedeutung der unterirdischen Ressourcenakquise unter Trockenstress (Kou *et al.*, 2022; Shoaib *et al.*, 2022; Guo *et al.*, 2024). Eine höhere unterirdische Biomasse und längere Wurzeln verleihen offenbar einen Wettbewerbsvorteil bei Bodenfeuchtedefiziten, indem sie es den Keimlingen ermöglichen, tiefere oder weiter entfernte Bodenfeuchtereserven zu erschließen – eine Strategie, die bei trockenheitstoleranten Baumarten wie der Douglasie im Vergleich zur Waldkiefer und der Biegsamen Kiefer dokumentiert ist (Moser *et al.*, 2016; Lazarus *et al.*, 2018). Der positive Effekt des Wurzel-Spross-Verhältnisses auf das Überleben stützt diese Interpretation weiter. Bei Korneichen-Keimlingen konnte gezeigt werden, dass sie proportional mehr Biomasse in die Wurzeln im Verhältnis zum Spross investieren und so gegen hydraulisches Versagen während Trockenheit puffern, da das Wurzelsystem die Wasseraufnahme aufrechterhalten kann, während der Bedarf des Sprosses vergleichsweise gering bleibt (Morillas *et al.*, 2023).

Oberirdische Merkmale waren zwar ebenfalls signifikant mit dem Überleben assoziiert, wiesen jedoch im Vergleich zu den Wurzelmerkmalen geringere Effektstärken auf, was darauf hindeutet, dass sie bei dieser Art im Keimlingsstadium eine sekundäre Rolle für die Trockentoleranz spielen. Der Zusammenhang zwischen oberirdischer Biomasse sowie Blattfläche und dem Überleben könnte eher die allgemeine Vitalität (Vigor) der Keimlinge widerspiegeln als spezifische trockenheitsadaptive Strategien. Größere, vitalere Keimlinge verfügen möglicherweise schlichtweg über größere Ressourcenreserven, auf die sie während der Trockenheit zurückgreifen können – ein Befund, der mit den positiven Effekten von Wurzelmasse, Wurzellänge und Gesamtmasse auf das Überleben von Keimlingen während einer natürlichen Trockenperiode übereinstimmt (Walters *et al.*, 2023). Dennoch sollten diese Merkmale nicht außer Acht gelassen werden, da insbesondere die Blattfläche die Transpirationsraten und den Wasserverlust beeinflusst und ihre positive Assoziation mit dem Überleben kontraintuitiv erscheinen mag. Dies könnte darauf hindeuten, dass Keimlinge mit einer

größeren anfänglichen Blattfläche bereits eine Stomataregulation durchlaufen hatten, was weitere Untersuchungen erforderlich macht.

Allerdings stoßen auch die Dürresistenz-fördernden Eigenschaften an Grenzen. Länger als 40 Tage ohne Wasserzufuhr überlebte kein Keimling in dem Experiment – unabhängig von seinen Eigenschaften. Bei einer zu langen Dürreperiode im späten Frühjahr/frühen Sommer wäre nach unseren Erkenntnissen mit einem vollständigen Verlust der Reproduktion zu rechnen.

Keimlinge aus zertifizierter Herkunft wenig Dürre-resistent

Überraschenderweise gab es einen konsistent großen negativen Effekt der Herkunft aus der Samenbank auf das Überleben über alle Merkmalsmodelle hinweg; die bei der Samendarre gekauften Samen produzierten systematisch schlechter an Dürrebedingungen angepasste Keimlinge. Dieser Effekt war robust, unabhängig davon, welches phänotypische Merkmal als Kovariate einbezogen wurde, was darauf hindeutet, dass die Herkunft an sich und nicht ein einzelnes gemessenes morphologisches Merkmal ein dominanter Prädiktor für das Überleben bei Trockenheit ist.

Samen aus der Samenbank wurden ein Jahr vor den selbst gesammelten Samen geerntet und tiefgefroren gelagert. Eine Lagerung kann physiologische Kosten verursachen, die die Vitalität und Stresstoleranz der Keimlinge unabhängig vom genetischen Hintergrund beeinträchtigen (Ratajczak *et al.*, 2015). Ein solcher Effekt tritt aber erst nach frühestens drei oder mehr Jahren auf (Wawrzyniak *et al.*, 2020; Walters *et al.*, 2023), kann also hier keine entscheidende Rolle gespielt haben.

Laut Literatur zeigen Keimlinge von zertifizierten Quellen manchmal vergleichbare (Buiteveld *et al.*, 2025), aber in der Regel sehr viel bessere Wachstumsleistungen als zufällig gesammelte Samen (Dedefo *et al.*, 2017; Grossnickle & Ivetić, 2017). Allerdings wurden diese Vergleiche unter optimalen Wuchsbedingungen vorgenommen. Unsere Erklärung für das beobachtete Phänomen ist daher, dass die Bäume, von denen die Saaten gewonnen wurden selbst schon für unter forstlichen Gesichtspunkten optimales Wachstum unter optimalen Bedingungen selektiert wurden – ein Vorgehen, dass unter den stabilen klimatischen Bedingungen der letzten 250 Jahre vernünftig war. Unter den experimentellen Dürrebedingungen zeigen sie aber deshalb schlechtere Leistungen als die in der Natur gesammelten Bucheckern, die obendrein von einer Vielzahl genetisch variabler Bäume stammen und nicht von einer beschränkten Anzahl von ausgewählten Saatbäumen (siehe AP4). Dieser Effekt könnte für in Baumschulen vorgezogenen Setzlingen noch größer sein.

Das Ausmaß dieses Effekts erfordert weitere Untersuchungen, da es direkte Auswirkungen auf Restaurations- und Aufforstungspraktiken hat: Falls Material aus Samenbanken systematisch weniger trockenheitstolerant ist, könnte die derzeit geltenden rechtlichen Vorgaben zur Samenherkunft die Aufforstungsbemühungen unter den für Mitteleuropa prognostizierten zunehmend ariden Bedingungen aktiv untergraben.

Genomische Basis der Trockentoleranz

Die popGWAS identifizierte 4,4 Millionen SNPs aus ursprünglich 21 Millionen Positionen mit einem geringen Inflationsfaktor, was auf eine gut kontrollierte Populationsstratifizierung und die Abwesenheit von systematischer Verzerrungen in den Assoziationsergebnissen hindeutet. Der saubere QQ-Plot, kombiniert mit einer deutlichen Abweichung im oberen Bereich (Upper Tail), lässt darauf schließen, dass die identifizierten Assoziationssignale wahrscheinlich echt und nicht Artefaktbedingt sind.

Die GO-Term-Anreicherungsanalyse der signifikantesten SNPs ergab eine auffällige Überrepräsentation von Genen, die an der DNA-Reparatur und der Genomintegrität beteiligt sind,

insbesondere an der Rekombinationsreparatur und der Doppelstrangbruchreparatur. Bemerkenswerterweise waren dieselben funktionellen Pfade, die in diesem Experiment identifiziert wurden, auch unter Loci angereichert, die in natürlichen Populationen über verschiedene Wachstumsklassen hinweg unter Selektion stehen (Eberhardt *et al.*, 2026). Diese Konvergenz deutet darauf hin, dass die molekularen Mechanismen, die ein kurzfristiges Überleben bei Trockenheit ermöglichen, auch längerfristigen adaptiven Reaktionen auf die Klimaerwärmung zugrunde liegen könnten. Eine erste oberflächliche Analyse deutet tatsächlich darauf hin, dass die hier gefundenen genomischen Regionen fast vollständig identisch mit denen aus AP1 sind. Die Konvergenz funktioneller Signale über unabhängige Datensätze hinweg liefert einen starken Beleg dafür, dass trockenheitsbedingte Mortalität als selektiver Filter wirkt, der die genomische Architektur der Klimaanpassung bei der europäischen Buche formt.

Diese Genfunktionen stehen im Einklang mit neueren Erkenntnissen, wonach Trockenstress DNA-Schäden durch die Akkumulation reaktiver Sauerstoffspezies (ROS) induziert, was zu oxidativen DNA-Läsionen einschließlich Doppelstrangbrüchen führt (Hasanuzzaman *et al.*, 2020; Panda *et al.*, 2024). Pflanzen mit einer effizienteren DNA-Reparaturmaschinerie können daher die Zellfunktion unter Trockenbedingungen länger aufrechterhalten und den Eintritt irreversibler Schäden und den Tod verzögern. Dies wird ferner durch die Anreicherung von Begriffen zur DNA-Schadensantwort und zum Zellzyklus gestützt, was darauf hindeutet, dass die Fähigkeit, den Zellzyklus unter Stress anzuhalten und zu reparieren, eine bisher unterschätzte Komponente der Trockentoleranz bei *F. sylvatica* sein könnte.

Die Anreicherung von Begriffen für Stress- und biotische Abwehrreaktionen spiegelt wahrscheinlich das Crosstalk zwischen abiotischen und biotischen Stresspfaden wider, das bei Pflanzen gut dokumentiert ist (Atkinson & Urwin, 2012; Ku *et al.*, 2018). Trockenstress aktiviert häufig Abwehrsignalwege, einschließlich derer, die durch Salicylsäure vermittelt werden und sich erheblich mit Pathogen-Antwortnetzwerken überschneiden (Wani *et al.*, 2017). Die gleichzeitige Anreicherung dieser Pfade könnte daher eher einen gemeinsamen molekularen "Werkzeugkasten" für Stressresilienz widerspiegeln als eine spezifische Reaktion auf eine biotische Herausforderung.

Die Anreicherung von Ionentransport-Begriffen, insbesondere für den Kalium- und Natrium-Transmembrantransport, steht im Einklang mit der bekannten Rolle der Ionenhomöostase bei der osmotischen Anpassung während Trockenheit (Nieves-Cordones *et al.*, 2019). Die Aufrechterhaltung des Turgordrucks durch aktive Solutanreicherung ist ein grundlegender Mechanismus zur Trockenheitsvermeidung, und es wurde gezeigt, dass genetische Variationen in Ionentransporter-Genen zu Unterschieden in der osmotischen Anpassungsfähigkeit zwischen Individuen bei Esche und Arabidopsis beitragen (Amin *et al.*, 2021; Liu *et al.*, 2025). Insbesondere Kalium spielt eine zentrale Rolle bei der Stomataregulation, und allelische Variationen in Kaliumtransportern könnten die Effizienz des Stomataschlusses bei Wassermangel beeinflussen (Sirichandra *et al.*, 2009).

Synthese und Ausblick

Zusammengenommen zeichnen diese Ergebnisse ein kohärentes Bild der Trockentoleranz von *F. sylvatica*-Keimlingen als ein multidimensionales Merkmal, das sowohl durch morphologische Investitionen in die Wurzelarchitektur als auch durch die molekulare Kapazität für DNA-Reparatur, osmotische Anpassung und Signalübertragung gestützt wird. Der konsistente und große Effekt der Herkunft aus der Samenbank über alle Analysen hinweg unterstreicht die Bedeutung der Samenherkunft (Provenienz) in Studien zur Trockentoleranz und sollte sowohl im Versuchsdesign als auch in der Restaurationsplanung berücksichtigt werden. Zukünftige Arbeiten sollten darauf abzielen, die hier identifizierten genomischen Signale mit transkriptomischen Daten von unter Trockenstress stehenden Keimlingen zu integrieren, um die funktionelle Relevanz der identifizierten Loci zu

validieren und zu prüfen, ob die mit dem Überleben assoziierten SNPs Kandidatengenen zugeordnet werden können, die bekannte Rollen in den durch die GO-Anreicherung identifizierten Signalwegen spielen.

4.4 AP4 Modellierung der Auswirkung verschiedener Managementmaßnahmen auf die Evolution von Dürretoleranz und Wachstum

4.4.1 Projektziele AP4

Das Verständnis der Variabilität der Reaktionen von Pflanzen auf aktuelle klimatische Extreme ist von entscheidender Bedeutung, da es einen Einblick in die möglichen Auswirkungen des Klimawandels auf die Wälder der Zukunft bietet. In einer aktuellen Studie über die Reaktion deutscher Wälder auf die Dürre von 2018 bis 2020 stellten Thom *et al.* (2023) große Unterschiede in der intraspezifischen Anfälligkeit fest und vermuten, dass dies mit genotypischen Unterschieden zusammenhängen könnte. Die Autoren schlagen vor, dass die Nutzung der genomischen Variabilität ein vielversprechender Weg sein könnte, um Wälder mit einheimischen Baumarten an zukünftige Bedingungen anzupassen (Thom *et al.*, 2023). Tatsächlich ist die Variabilität der Reaktionen auf Trockenheit zwischen den Arten hoch, aber auch innerhalb der Arten und innerhalb monospezifischer Waldbestände. Pfenninger *et al.* (2021) beobachteten, dass innerhalb von Beständen der Europäischen Buche (*Fagus sylvatica* L.), in denen alle Bäume sehr ähnlichen abiotischen Bedingungen und Trockenheitsbedingungen ausgesetzt waren, einige Bäume der Trockenheit zum Opfer fielen, während unmittelbar benachbarte Bäume vital blieben. Die Autoren untersuchten, ob diese unterschiedlichen Reaktionen auf Trockenheit mit genomischen Unterschieden zusammenhängen könnten, und stellten fest, dass Unterschiede in der Mortalität tatsächlich mit zugrunde liegenden genomischen Unterschieden in Verbindung gebracht werden können und dass der trockenheitsanfällige Phänotyp mit einer Genauigkeit von 88 % vorhergesagt werden kann. Somit liefern Pfenninger *et al.* (2021) den Nachweis, dass Trockenheitsphänotypen auf der Grundlage genomischer Unterschiede bei Buchen vorhergesagt werden können und dass innerhalb der Europäischen Buche möglicherweise bereits eine ausreichende genomische Vielfalt vorhanden ist, um eine Anpassung an zukünftige klimatische Bedingungen zu ermöglichen. Tatsächlich hat eine Proof-of-Concept-Studie (Pfenninger, 2025) gezeigt, dass der von Pfenninger *et al.* (2021) verwendete Ansatz der individuellen Phänotypisierung auf populationsbasierte genomweite Assoziationsstudien (popGWAS) und die Phänotypisierung auf Bestandesebene ausgeweitet werden kann. Darüber hinaus wurde die popGWAS-Methodik kürzlich erfolgreich eingesetzt, um Unterschiede auf Populationsebene in der Phänologie der Buchenblätter (Pfenninger *et al.*, 2025b) und im Trockenstress (Pfenninger *et al.*, 2025a) zu erklären. Zwar gibt es Hinweise auf eine erhebliche intraspezifische Variabilität der Trockenheitsreaktionen im Zusammenhang mit dem Genom der Europäischen Buche, und das Potenzial für eine Anpassung an zukünftige Bedingungen wurde nachgewiesen (Pfenninger *et al.*, 2025a), doch bleibt ungewiss, wie Waldbestände am besten bewirtschaftet werden sollten, um gleichzeitig die Holzproduktion, die Erntezeit und die genomische Anpassung zu optimieren.

In dieser Studie nutzen wir Erkenntnisse über das Anpassungspotenzial der Buche (Pfenninger *et al.*, 2025a, b, Eberhardt *et al.* 2026). Unser Ziel ist es, aus der Perspektive der evolutionären Anpassung zu bewerten, inwieweit Bewirtschaftungsmaßnahmen die Anpassung an künftige Klimaveränderungen beeinflussen können. Um dieses Ziel zu erreichen, verwenden wir ein individuumsbasiertes Simulationsmodell der Walddemografie, das mit empirischen Variablen parametrisiert ist, um den Einfluss von vier phänotypischen Merkmalen (Dürresistenz, Vegetationsperiode, lokale Anpassung und Basiswachstumsrate) auf das realisierte Wachstum unter RCP4.5-Klimafaktoren für vier Bewirtschaftungsszenarien (Abb. 1) zu verfolgen, die Folgendes darstellen:

- 1) einem natürlichen Wiederaufwuchs-Szenario, bei dem keine Bewirtschaftung stattfindet;
- 2) einem Szenario mit verstärkter Selektion, bei dem die am wenigsten dürreresistenten Elternphänotypen entfernt wurden;

- 3) einem Szenario mit resistenten Samen, bei dem sich nur die dürreresistentesten Eltern reproduzierten;
- 4) einem Szenario mit resistenten Sämlingen, bei dem eine kleinere Anzahl dürreresistenter Sämlinge von den dürreresistentesten Eltern abstammte.

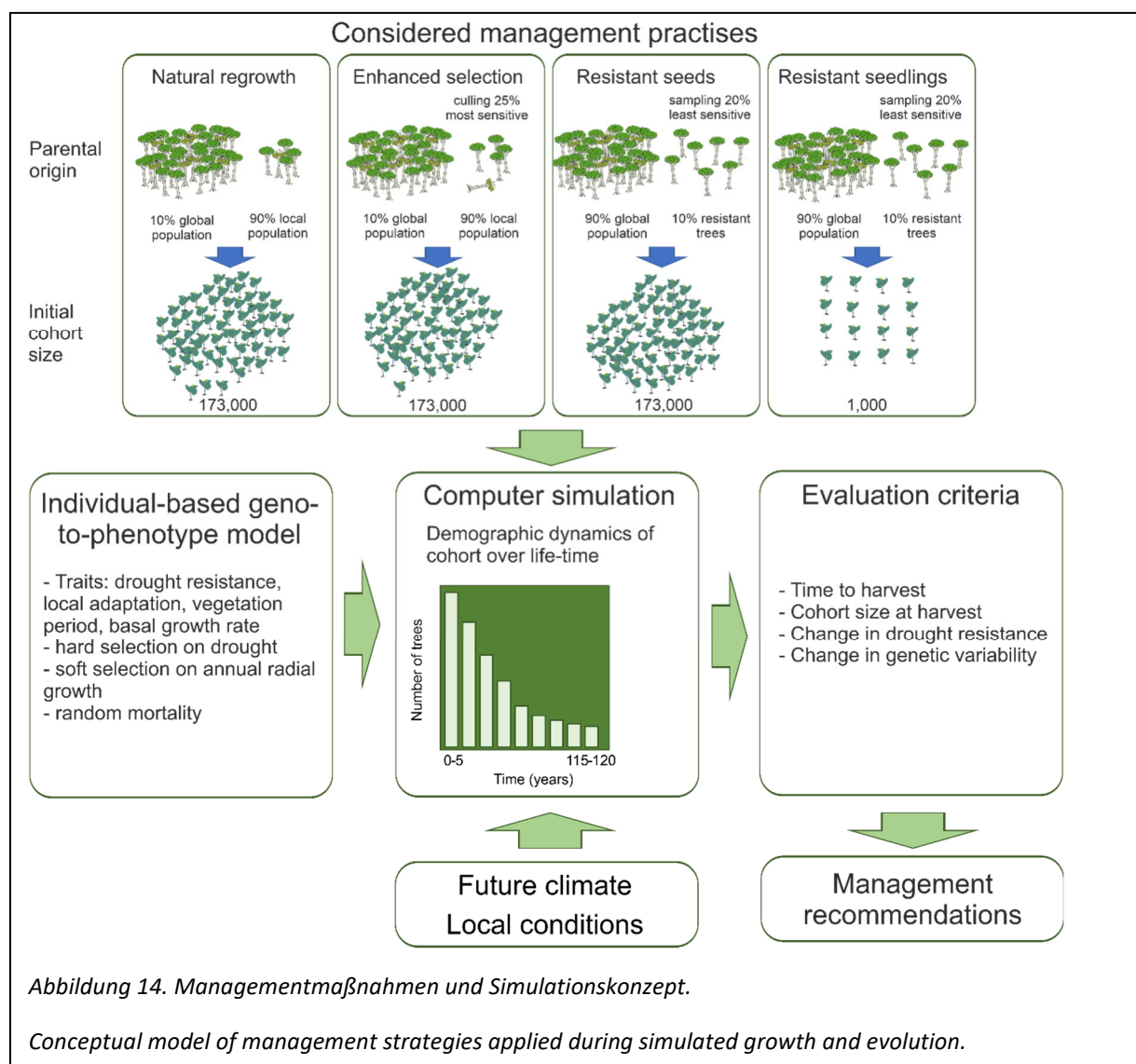
4.4.2 Material und Methoden AP4

Übersicht über das Simulationsmodell

Wir haben ein individuumsbasiertes Simulationsmodell entwickelt, um das Anpassungspotenzial und die demografischen Reaktionen von Populationen der Europäischen Buche (*Fagus sylvatica* L.) während des Klimawandel-Szenarios RCP4.5 für verschiedene Waldbewirtschaftungsstrategien zu untersuchen. Das Modell verfolgt die genetische Zusammensetzung, die phänotypischen Merkmale und das Überleben einzelner Bäume von der Keimlingsetablierung bis zur Reife, wobei der Schwerpunkt auf Trockenresistenz, Vegetationszeitpunkt und lokaler Anpassung liegt (Abb.).

Genetische Architektur

Das „Genom“ jedes einzelnen Baumes wurde durch 106 additive Loci dargestellt, die zu drei polygenen Merkmalen beitragen:



- Loci für Trockenresistenz (46 Loci): Beeinflussen die Fähigkeit des Baumes, Wasserstress zu widerstehen. Diese Loci wurden mit Locus-Effektgrößen aus Pfenninger et al. (2021), die multipliziert, um den Dürrephänotyp zu errechnen.
- Vegetationsperioden-Loci (30 Loci): Beeinflussen den Zeitpunkt und die Dauer der Vegetationsperiode. Die Locus-Effektgrößen wurden exponentiell geformt, weil dies der empirischen Verteilung bei vielen Merkmalen entspricht (wenige Loci mit relativ großer Auswirkung, viele mit geringem) (Effektgröße Locus $x = 0,9 e^{-0,2x} + 0,5$).
- Locus für lokale Anpassung (30 Loci): Bezieht sich auf Merkmale, die eine Anpassung an lokale Umweltbedingungen ermöglichen. Die Locus-Effektgrößen wurden exponentiell gestaltet (Effektgröße Locus $x = 2,16 e^{-0,90x} + 0,2$).

Jeder Locus wurde als biallelisch modelliert, wobei ein Allel zur Effektgröße beitrug. Die Allelfrequenzen (AFs) für jeden Locus wurden auf der Grundlage einer zufällig gezogenen tatsächlichen AF zwischen 0,1 und 0,9 initialisiert. Die lokalen AFs wurden dann aus einer Normalverteilung um die globalen AF-Mittelwerte (Standardabweichung = 0,1) gezogen.

Phänotypische Merkmale

Die phänotypischen Werte für alle Merkmale mit Ausnahme der Basiswachstumsrate wurden als Summe der Alleleffekte über alle relevanten Loci berechnet, wobei ein streng additives genetisches Modell angenommen wurde. Die modellierten phänotypischen Merkmale waren:

- Trockenresistenz: Berechnet als Summe der Alleleffekte an Trockenresistenz-Loci, standardisiert auf einen Mittelwert von Null.
- Zeitpunkt der Vegetationsperiode: Summe der Alleleffekte an Vegetationsperioden-Loci, standardisiert auf einen Mittelwert von Null.
- Lokales Anpassungsmerkmal: Summe der Alleleffekte an lokalen Anpassungs-Loci, standardisiert auf einen Mittelwert von Null.
- Grundwachstumsrate: Da dieses Merkmal wahrscheinlich hochpolygen ist und die meisten Loci im Genom umfasst, wurde der Merkmalswert aus einer Normalverteilung (Mittelwert = 0,004 mm/Tag, SD = 0,001 mm/Tag) abgeleitet, die das intrinsische Wachstumspotenzial jedes Individuums repräsentiert. Diese Grundwachstumsrate wurde für maladaptierte Individuen reduziert (siehe unten).

Elternpopulationen

- Lokale Elternpopulation: Umfasste 125 Individuen, was der Anzahl der dominanten Buchenbäume in einem 1 ha großen Bestand entspricht (Barbeito et al., 2017).
- Globale Population: Umfasste 1.000 Individuen, was dem globalen Genpool entspricht. Die Elterngenotypen wurden durch zufällige Zuweisung von Allelen gemäß den angegebenen AFs generiert. Anschließend wurden die phänotypischen Werte für jedes Merkmal für jedes Individuum wie oben beschrieben berechnet.
- Erzeugung von Nachkommen: Die Nachkommen wurden durch zufällige Paarung erzeugt, wobei jeder lokale Elternteil 100 Nachkommen zeugte. Der zweite Elternteil wurde entweder aus der lokalen Population oder aus der globalen Population ausgewählt, um den Genfluss zu simulieren. Die Vererbung erfolgte für die ersten drei Merkmale nach Mendelschen

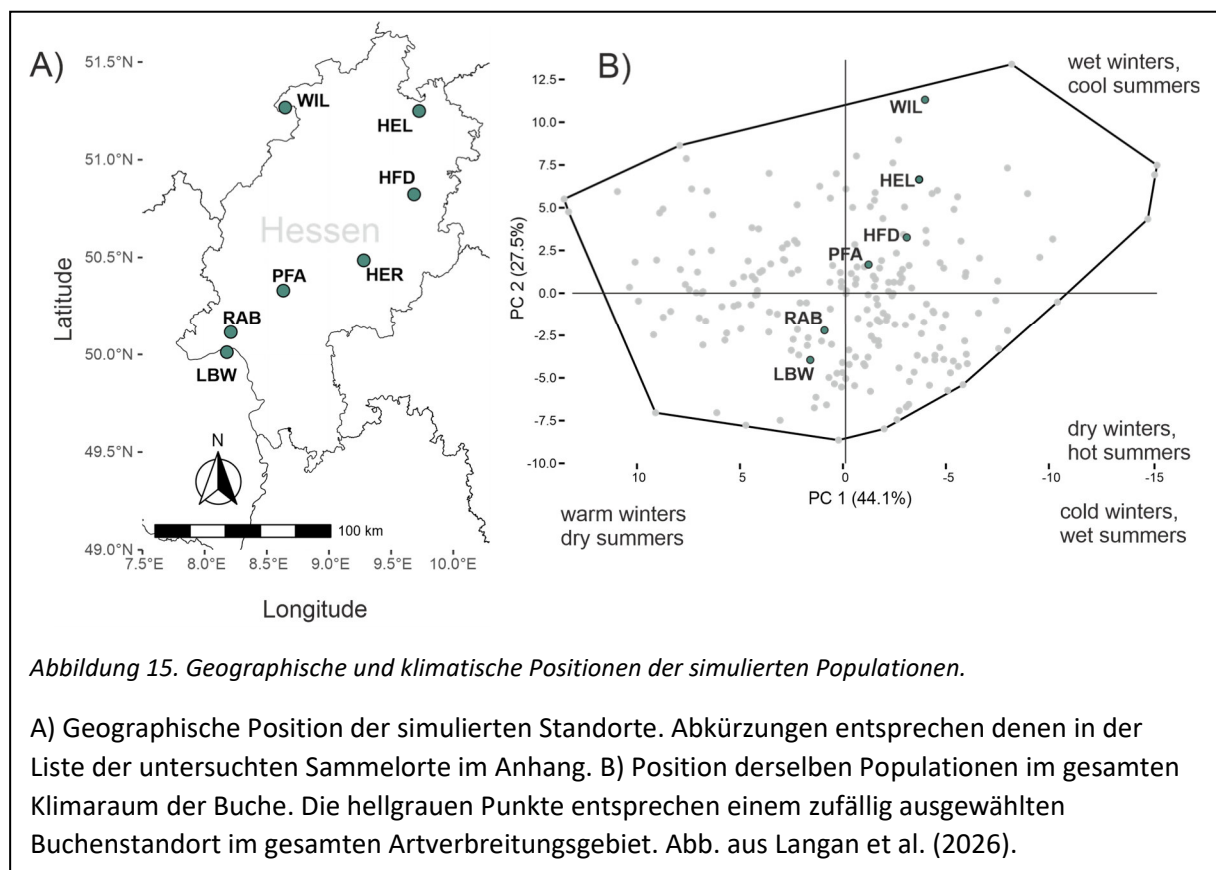
Gesetzen, die Basiswachstumsrate für ein Individuum wurde durch Zufallsauswahl aus einer Normalverteilung bestimmt.

Es wurden vier Bewirtschaftungsstrategien simuliert (Abb. 1):

- Natürliches Nachwachsen: Keine Intervention; Nachkommen werden wie oben beschrieben erzeugt. Um natürliche Genflussmuster nachzuahmen, wurden 90 % des zweiten Elternteils aus der lokalen Population und 10 % aus der globalen Population ausgewählt.
- Verstärkte Selektion: Die 25 % der lokalen Eltern mit der geringsten Trockenresistenz wurden aus der lokalen Population entfernt, und die verbleibenden Eltern produzierten jeweils 120 Nachkommen. Das Genflussmuster wurde wie oben modelliert.
- Resistente Samen: Die 20 % der weltweit widerstandsfähigsten Eltern wurden verwendet, um 173.000 Nachkommen zu zeugen. Unter der Annahme, dass diese widerstandsfähigen Elternbäume überwiegend aus unterschiedlichen, räumlich getrennten Standorten stammen, wurde das Genflussmuster umgekehrt, wobei 90 % der zweiten Eltern aus der globalen Population und 10 % aus der lokalen Population stammen.
- Resistente Sämlinge: Die 20 % der weltweit resistentesten Elternpflanzen wurden verwendet, um 1.000 Nachkommen zu erzeugen. Das Genflussmuster entsprach dem der resistenten Samen.

Klimadaten

Klimavariablen, von denen bekannt ist, dass sie den Feuchtigkeitsstress für *Fagus sylvatica* L. beeinflussen (mittlere Lufttemperatur [TAS], Höchsttemperatur [TMAX] und Bodenfeuchteindex [SMI]) wurden für zwei Zeiträume (2041–2050 und 2091–2100) unter dem RCP4.5-Szenario mit einem räumlich heruntergerechneten Klimamodell modelliert, siehe Pfenninger et al. (2025a) für



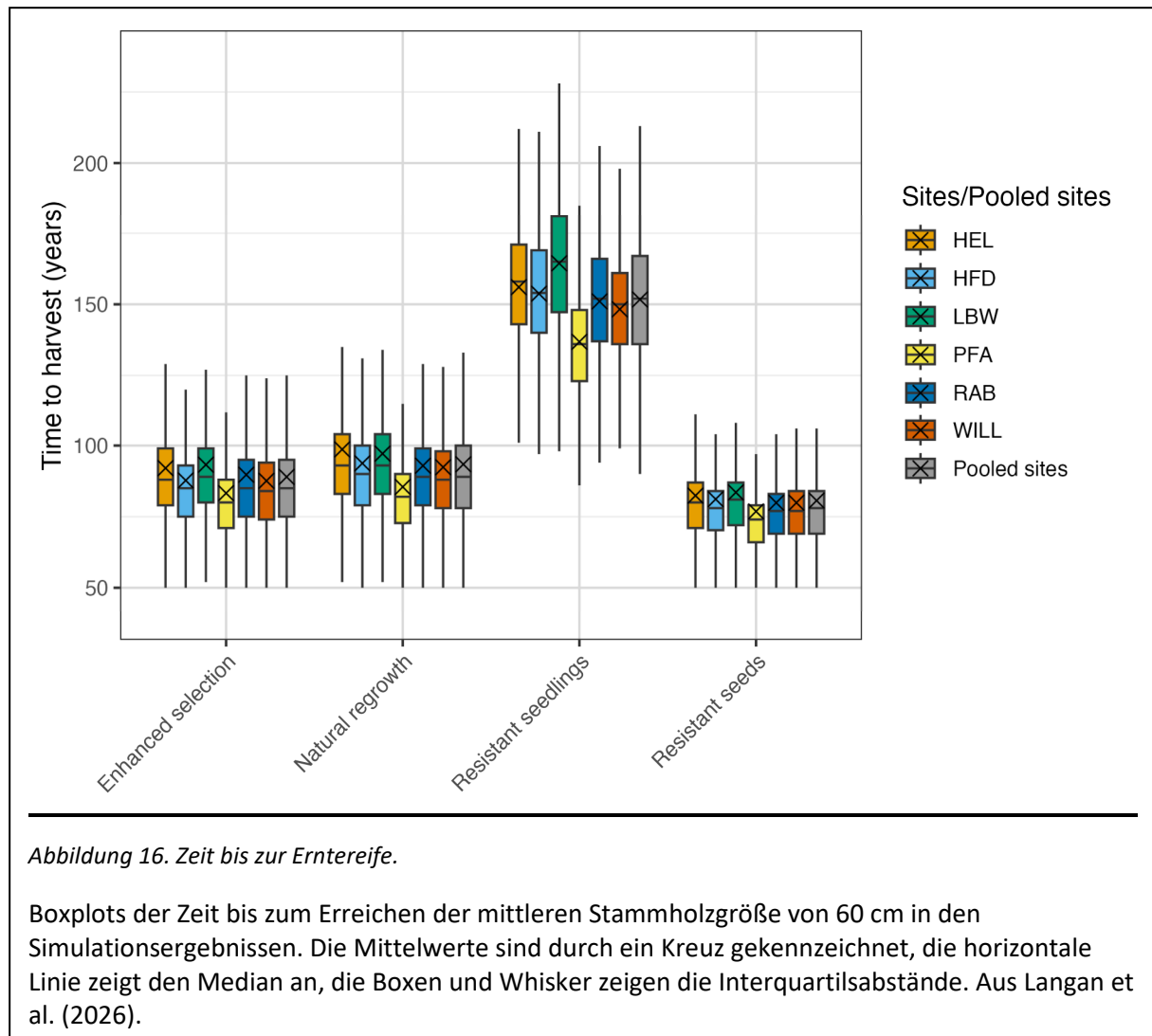
Details. Die Monatsmittelwerte und Standardabweichungen für jede Variable wurden verwendet, um tägliche Zeitreihen mit Autokorrelation ($\rho = 0,7$) zu generieren, um realistische Klimaschwankungen während der Vegetationsperiode (Mai–September) zu simulieren. Diese Klimadaten wurden für 6 Populationen erhoben, die den gesamten Klimaraum der in diesem Projekt untersuchten Sammelorte in Hessen und darüber hinaus abdeckt (Abb.15).

Wachstum und Mortalität

- **Wachstum:** Der tägliche Stammdurchmesserzuwachs wurde auf der Grundlage der Basiswachstumsrate berechnet, modifiziert durch Abzüge für erlittenen Trockenstress (siehe unten), Abweichungen vom optimalen Vegetationszeitraum (linearer Abzug von 10 % für jede Einheit Abweichung vom lokalen Optimum) und mangelnde lokale Anpassung (linearer Abzug von 20 % für jede Einheit Abweichung vom lokalen Optimum).
- **Zufällige Mortalität:** Eine jährliche zufällige Mortalität von 5 % wurde angewendet, um stochastische Ereignisse zu simulieren, die nicht mit den modellierten Merkmalen zusammenhängen.
- **Trockenstress:** Für jedes Individuum wurde täglich ein Feuchtigkeitsstressindex (MSI) berechnet, der die Umwelteinflüsse von TAS, TMAX, SMI für diesen Tag und die genetische Trockenresistenz integrierte. MSI-Werte $> 0,544$ führten zu einer linear mit dem MSI steigenden Wachstumsstrafe (bis zu 80 %), Werte $\geq 0,625$ führten zu einem stark reduzierten Wachstum für den Rest des Jahres (0,5 % der Basiswachstumsrate), während ein MSI-Trockenstress über 0,9 zu einer sofortigen Mortalität führte. Diese Schwellenwerte wurden empirisch aus Pfenninger, (2025) gewonnen.
- **Weiche Selektion:** Mit Ausnahme des Szenarios mit resistenten Sämlingen wurde die Bestandsdichte unter Verwendung des Bestandsdichteindex von Reineke (1933) reguliert, indem die Individuen nach ihrem Stammdurchmesser absteigend geordnet und überschüssige Individuen entfernt wurden.

Simulationsprotokoll

Für jede Bewirtschaftungsstrategie wurden 1.000 Simulationswiederholungen durchgeführt. Jede Simulation verfolgte eine Kohorte von Nachkommen von der Etablierung bis zu einem mittleren Stammdurchmesser von 60 cm. Die Ergebnisse umfassten die Kohortengröße, die Zeit bis zur Reife, die Veränderung der Trockenresistenz und die genetische Vielfalt (erwartete Heterozygotie) am Ende der Simulation.



4.4.3 Resultate AP4

Wir untersuchten die evolutionären und demografischen Auswirkungen von vier Managementstrategien unter den prognostizierten Klimaveränderungen (RCP4.5) an sechs simulierten Standorten, die das Spektrum der aktuellen und zukünftigen klimatischen Bedingungen repräsentieren. Mithilfe individuumsbasierter Simulationen von Buchenpopulationen haben wir die Zeit bis zum Erreichen der durchschnittlichen Stammdurchmessergröße von 60 cm (Abb. 3), die Anzahl der Individuen in einer Kohorte, die bis zur Ernte überlebt haben (Abb. 4), die Veränderung der durchschnittlichen Trockenresistenz im Verhältnis zum elterlichen Durchschnitt (Abb. 5) und Veränderungen der genetischen Variabilität als erwartete Heterozygotie im Verhältnis zur elterlichen Generation (Abb. 6) verfolgt. Wir haben ANOVAs angewendet, um zunächst den Einfluss der Behandlung, der Standorte und ihrer Wechselwirkung auf jede interessierende Ergebnisvariable zu bewerten (Tab. 1, 3, 5, 7). Anschließend wurden Tukey-Post-hoc-Tests durchgeführt, um zu prüfen, ob die Unterschiede in den mittleren Reaktionen auf die Bewirtschaftung zwischen den Behandlungen statistisch signifikant waren (Tab. 2, 4, 6, 8).

Zeit bis zur Ernte

Die simulierte Zeit, die Kohorten benötigen, um die Erntegröße zu erreichen (Abb. 3, Tab. 1), wurde signifikant durch die Waldbewirtschaftungsstrategie ($F = 7960,7$, $p < 2e-16$), den Standort ($F = 118,2$, $p < 2e-16$) und deren Wechselwirkung ($F = 12,6$, $p < 2e-16$) beeinflusst. Diese Ergebnisse zeigen, dass sowohl die Bewirtschaftungsmaßnahme als auch die standortspezifischen Bedingungen die Zeit bis

zur Ernte beeinflussen. Zwar gab es signifikante Unterschiede zwischen den Standorten innerhalb einer Maßnahme (Tab. 1), diese Unterschiede waren jedoch im Vergleich zu den Unterschieden zwischen den Maßnahmen gering.

Unter den vier Bewirtschaftungsstrategien wiesen resistente Samen die kürzeste durchschnittliche Zeit bis zur Ernte auf (80,7 Jahre, SD = 21,1) und resistente Sämlinge die längste (151,7 Jahre, SD = 32,1). Die verbesserte Selektion und das natürliche Nachwachsen hatten eine mittlere Zeit von (89 Jahren, SD = 25,1) bzw. (93,4, SD = 28,3). Post-hoc-Vergleiche der Unterschiede zwischen den Behandlungen (gepoolte Standortdaten, Abb. 2) unter Verwendung von Tukey's HSD zeigten signifikante Unterschiede hinsichtlich der Zeit bis zur Ernte. Die Zeit bis zur Ernte war bei der verstärkten Selektion signifikant kürzer als beim natürlichen Nachwachsen (Diff = 4,43 Jahre, Tab. 2), signifikant kürzer als bei resistenten Sämlingen (Diff = 62,7 Jahre) und signifikant länger als bei resistenten Samen (Diff = -8,3 Jahre). Das natürliche Nachwachsen war signifikant schneller als das resistente Keimgut (Diff = 58,3 Jahre), während es signifikant langsamer war als resistente Samen (Diff = 12,8 Jahre). Die Zeit bis zur Ernte für resistentes Keimgut war signifikant langsamer als die für resistente Samen (Diff = -71 Jahre).

Tabelle 2. Zeit bis zur Ernte

ANOVA: aov(Time to harvest ~ Treatment * Site)					
	Df	Sum Sq	Mean Sq	F	Pr(>F)
Treatment	3	16938399	5646133	7960	<2e-16
Site	5	419099	83819	118	<2e-16
Treatment:Site	15	134077	8938	12.6	<2e-16
Residuals	20965	14869359	709		

Tabelle 3. Tukey-Mehrfachvergleich der Behandlungsmittelwerte für die Zeit bis zur Ernte.

Tukey multiple comparison of pooled site means. 95% family-wise confidence level					
Treatment		Diff	Lwr	Upr	P-adj
Natural regrowth	- Enhanced selection	4.433	3.097	5.768	<2e-16
Resistant seedlings	- Enhanced selection	62.712	61.389	64.037	<2e-16
Resistant seeds	- Enhanced selection	-8.330	-9.683	-6.977	<2e-16
Resistant seedlings	- Natural regrowth	58.280	56.960	59.600	<2e-16
Resistant seeds	- Natural regrowth	-12.762	-14.111	-11.414	<2e-16
Resistant seeds	- Resistant seedlings	-71.043	-72.381	-69.705	<2e-16

Kohortengröße bei der Ernte

Die simulierte Größe einer Kohorte bei der Ernte (Abb. 4, Tab. 2) wurde signifikant durch die Waldbewirtschaftungsstrategie ($F = 4962,2$, $p < 2e-16$), den Standort ($F = 96,96$, $p < 2e-16$) und deren Wechselwirkung ($F = 12,16$, $p < 2e-16$) beeinflusst. Diese Ergebnisse zeigen, dass sowohl die Bewirtschaftungsmaßnahme als auch die standortspezifischen Bedingungen die Kohortengröße bei

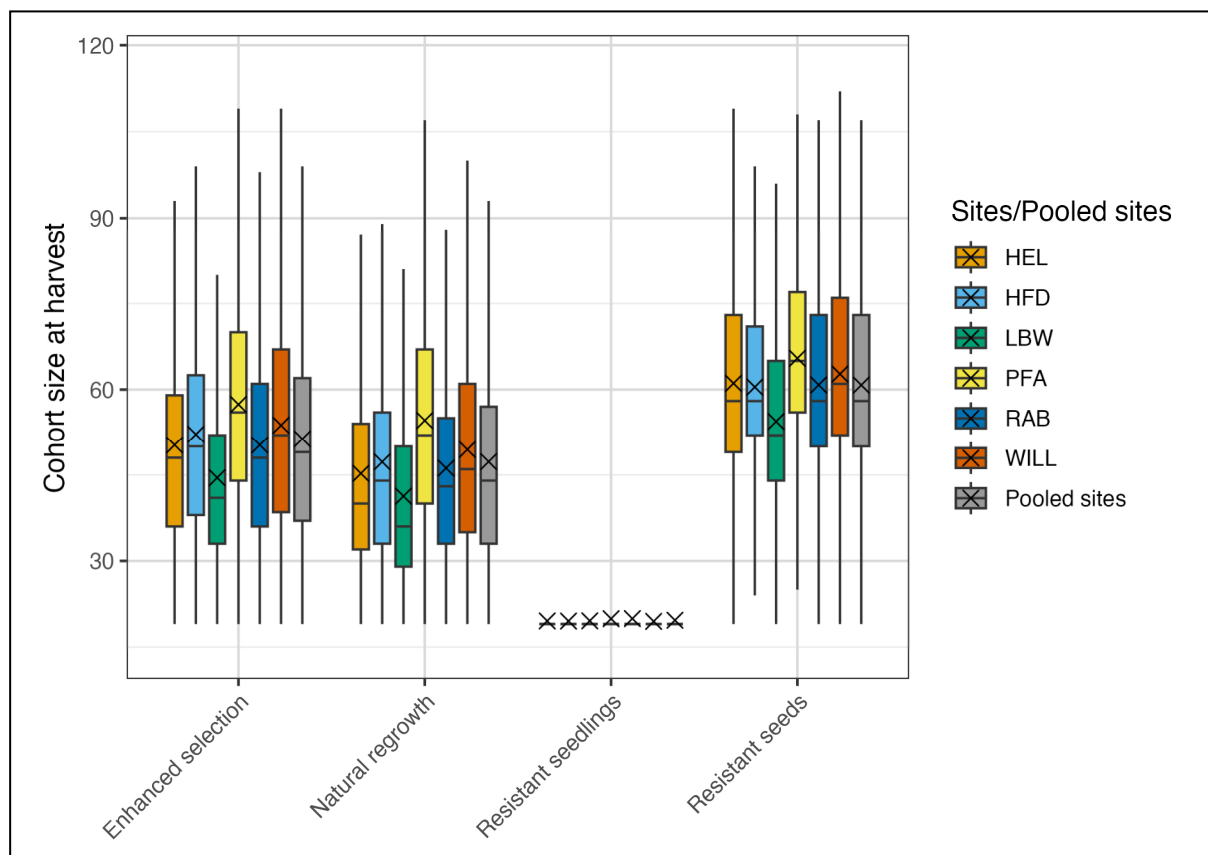


Abbildung 17. Kohortengröße bei Erntereife.

Boxplots der Simulationsergebnisse, die die Anzahl der Individuen zeigen, die bei Erntezeitpunkt aus der Kohorte übrig geblieben sind. Die Mittelwerte sind durch ein Kreuz gekennzeichnet, die horizontale Linie zeigt den Median an, die Boxen und Whisker zeigen die Interquartilsabstände. Aus Langan et al. (2026).

der Ernte beeinflussen. Es gab signifikante Unterschiede zwischen den Standorten innerhalb der Behandlung (Tab. 3), jedoch waren diese Unterschiede im Vergleich zu den Unterschieden zwischen den Behandlungen gering und standen nicht im Mittelpunkt unserer Untersuchung. Unter den vier Bewirtschaftungsstrategien wiesen resistente Sämlinge die geringste Kohortengröße bei der Ernte auf (19,7/ha, SD = 4,9) und resistente Samen die größte (60,7/ha, SD = 21,7). Die erweiterte Selektion und das natürliche Nachwachsen hatten Mittelwerte von (51,3/ha, SD = 21,5) bzw. (47,3/ha, SD = 21,0). Post-hoc-Vergleiche der Behandlungsunterschiede (gepoolte Standortdaten) unter Verwendung von Tukey's HSD zeigten signifikante Unterschiede bei der Kohortengröße bei der Ernte (Tab. 4). Die Kohortengröße bei verstärkter Selektion war signifikant größer als die des natürlichen Nachwachstums (Diff = -4,0), signifikant größer als die der resistenten Sämlinge (Diff = -31,7) und signifikant kleiner als die der resistenten Samen (Diff = 9,5). Das natürliche Nachwachsen führte zu einer signifikant höheren Kohortengröße im Vergleich zu resistenten Samen (Diff = -27,6), während es zu einer signifikant geringeren Kohortengröße im Vergleich zu resistenten Samen führte (Diff = 13,5). Die Kohortengröße für resistente Sämlinge war signifikant geringer als die von resistenten Samen (Diff = 41,1).

Tabelle 4. Kohortengröße bei der Ernte.

ANOVA: aov(Cohort size at harvest ~ Treatment * Site)					
	Df	Sum Sq	Mean Sq	F	Pr(>F)
Treatment	3	4987707	1662569	4962	<2e-16
Site	5	162430	32486	96	<2e-16
Treatment:Site	15	61261	4084	12.19	<2e-16
Residuals	20965	7024313	335		

Tabelle 5. Tukey-Mehrfachvergleich der Behandlungsmittelwerte für die Ernte der Kohortengröße.

Tukey multiple comparison of pooled site means. 95% family-wise confidence level				
Treatment	Diff	Lwr	Upr	P-adj
Natural regrowth - Enhanced selection	-4.031	-4.949	-3.114	<2e-16
Resistant seedlings - Enhanced selection	-31.671	-32.581	-30.760	<2e-16
Resistant seeds - Enhanced selection	9.449	8.519	10.379	<2e-16
Resistant seedlings – Natural regrowth	-27.639	-28.546	-26.732	<2e-16
Resistant seeds – Natural regrowth	13.480	12.554	14.407	<2e-16
Resistant seeds – Resistant seedlings	41.120	40.200	42.039	<2e-16

Veränderung der Trockenresistenz

Die relative Veränderung der Trockenresistenz von der Elterngeneration zur Erntegeneration (Abb. 5, Tab. 5) wurde signifikant durch die Behandlung ($F = 1896,10$, $p < 2e-16$), den Standort ($F = 9,48$, $p = 4,88e-9$) und die Wechselwirkungen zwischen Behandlung und Standort ($F = 2,20$, $p = 0,005$) beeinflusst. Innerhalb der Behandlung waren die Unterschiede zwischen den Standorten zwar signifikant, aber im Vergleich zu den Unterschieden zwischen den Behandlungen gering. Unter den vier Bewirtschaftungsstrategien zeigten resistente Samen den größten Anstieg der Trockenresistenz (2,92, $SD = 1,54$). Bei verstärkter Selektion und natürlichem Nachwachsen stieg die Trockenresistenz um das 2,62-Fache ($SD = 1,62$) bzw. das 2,50-Fache ($SD = 1,60$). Resistente Sämlinge zeigten keine Veränderung der Trockenresistenz (ca. 1, SD).

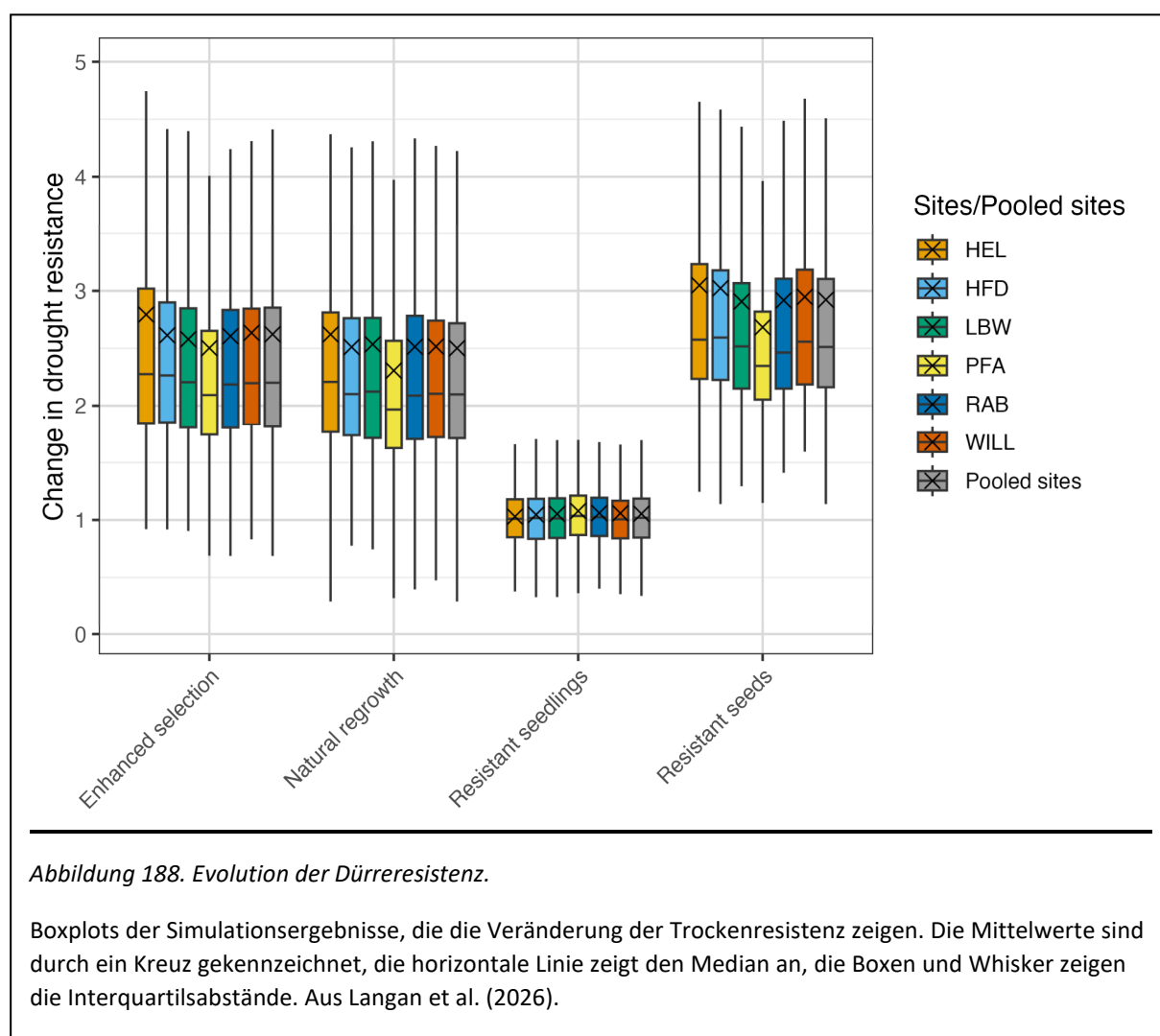
Post-hoc-Vergleiche der Veränderung der Trockenresistenz zwischen den Behandlungen unter Verwendung von Tukey's HSD zeigten signifikante Unterschiede. Die Veränderung der Trockenresistenz bei verstärkter Selektion war signifikant höher als bei natürlichem Nachwachsen ($Diff = -0,12$), signifikant höher als bei resistenten Sämlingen ($Diff = -1,57$) und signifikant niedriger als bei resistenten Samen ($Diff = 0,30$). Die Veränderung der Trockenresistenz beim natürlichen Nachwachsen war signifikant höher als bei resistenten Sämlingen ($Diff = -1,45$) und signifikant niedriger als bei resistenten Samen ($Diff = 0,42$). Die Veränderung der Trockenresistenz bei resistenten Sämlingen war signifikant niedriger als bei resistenten Samen ($Diff = 1,87$).

Tabelle 6. Veränderung der Trockenresistenz gegenüber der Elterngeneration.

ANOVA: aov(Change in drought resistance ~ Treatment * Site)					
	Df	Sum Sq	Mean Sq	F	Pr(>F)
Treatment	3	11152	3717	1896	<2e-16
Site	5	92	18.57	9.48	4.88e-9
Treatment:Site	15	64	4.32	2.2	0.005
Residuals	20965	41106	1.96		

Tabelle 7. Tukey-Mehrfachvergleich der Behandlungsmittelwerte für die Veränderung der Trockenresistenz.

Tukey multiple comparison of pooled site means. 95% family-wise confidence level					
Treatment	Diff	Lwr	Upr	P-adj	
Natural regrowth - Enhanced selection	-0.121	-0.192	-0.051	5.26e-5	
Resistant seedlings - Enhanced selection	-1.569	-1.639	-1.499	<2e-16	
Resistant seeds - Enhanced selection	0.300	0.229	0.371	<2e-16	
Resistant seedlings - Natural regrowth	-1.448	-1.517	-1.378	<2e-16	
Resistant seeds - Natural regrowth	0.421	0.350	0.492	<2e-16	
Resistant seeds - Resistant seedlings	1.869	1.799	1.939	<2e-16	



Veränderung der genetischen Variabilität

Die Bewirtschaftungsstrategie hatte einen signifikanten Einfluss auf die erwartete Heterozygotie (Abb. 6) von der Elterngeneration bis zur Erntegeneration ($F = 4396,60$, $p < 2e-16$), während die Wechselwirkung zwischen Standort und Behandlungsort statistisch nicht signifikant war ($p = 0,80$ bzw. $P = 0,96$) (Tab. 7).

Unter den vier Bewirtschaftungsstrategien zeigte das natürliche Nachwachsen den größten Anstieg der Heterozygotie (0,0025, $SD = 0,0004$). Die verstärkte Selektion zeigte ebenfalls einen mittleren Anstieg der Heterozygotie von (0,0014, $SD = 0,0008$). Resistente Sämlinge und resistentes Saatgut

zeigten eine Verringerung der Heterozygotie von (-0,0038, SD = 0,005) bzw. (ca. -0,0036, SD = 0,005). Post-hoc-Vergleiche der Heterozygotie zwischen den Behandlungsmethoden unter Verwendung von Tukey's HSD zeigten signifikante Unterschiede (Abb. 6, Tab. 8). Die Heterozygotie für die verstärkte Selektion war signifikant niedriger als die des natürlichen Nachwachsens (Diff = 0,001), signifikant höher als die der resistenten Sämlinge (Diff = -0,005) und signifikant höher als die der resistenten Samen (Diff = -0,005). Die Veränderung der Heterozygotie beim natürlichen Nachwachsen war signifikant höher als bei resistenten Sämlingen (Diff = -0,006) und signifikant höher als bei resistenten Samen (Diff = -0,006). Die Veränderung der Heterozygotie war bei resistenten Sämlingen ebenfalls geringer als bei resistenten Samen (Diff = 0,0002).

Tabelle 8. Veränderung der genetischen Variabilität.

ANOVA: aov(Change in drought resistance ~ Treatment * Site)					
	Df	Sum Sq	Mean Sq	F	Pr(>F)
Treatment	3	0.17044	0.05681	4396	<2e-16
Site	5	0.00003	0.00001	0.469	0.80
Treatment:Site	15	0.00009	0.00001	0.460	0.96
Residuals	20965	0.27091	0.00001		

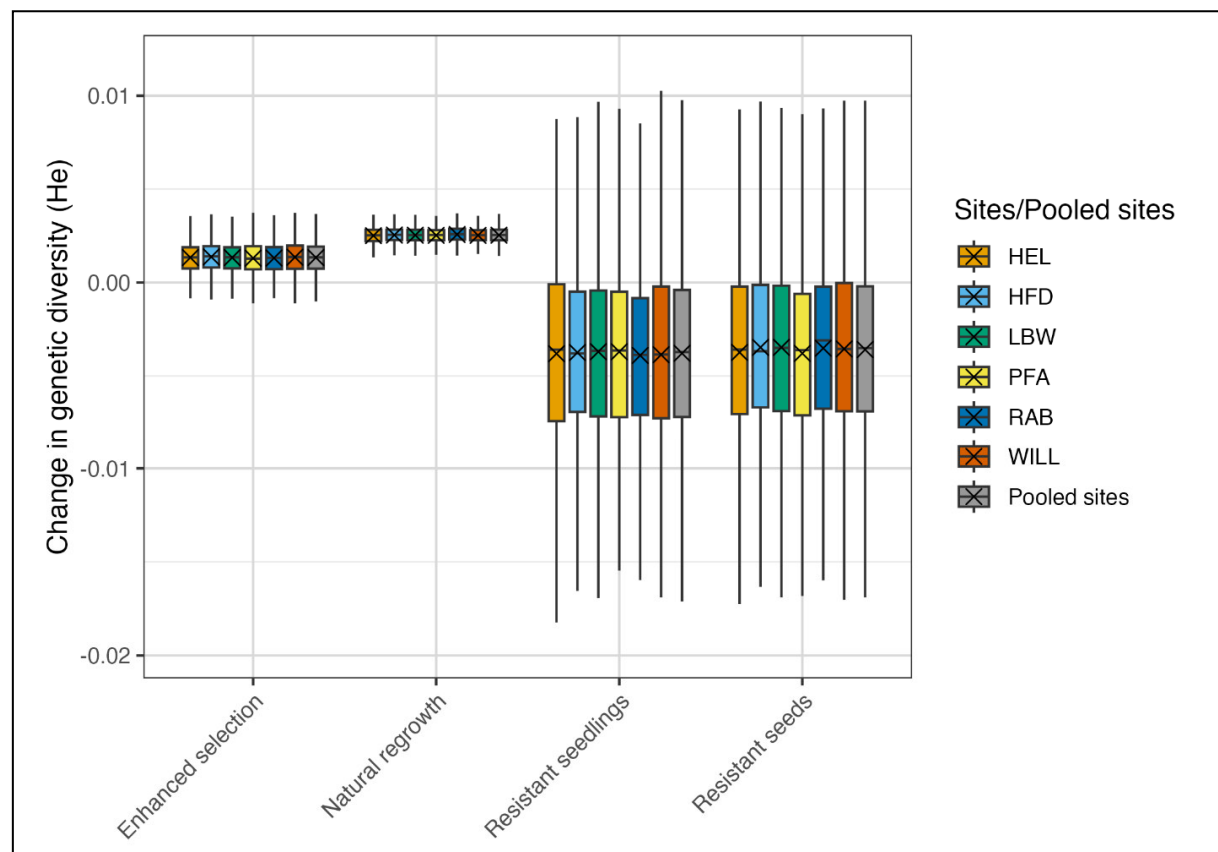


Abbildung 199. Veränderung der genetischen Variabilität.

Boxplots der Simulationsergebnisse, die die Veränderung der genetischen Vielfalt (Heterozygotie) zeigen. Die Mittelwerte sind durch ein Kreuz gekennzeichnet, die horizontale Linie zeigt den Median an, die Boxen und Whisker zeigen die Interquartilsabstände. Aus Langan et al. (2026).

Tabelle 9. Tukey-Mehrfachvergleich der Behandlungsmittelwerte für die Veränderung der genetischen Variabilität.

Tukey multiple comparison of pooled site means. 95% family-wise confidence level					
Treatment	Diff	Lwr	Upr	P-adj	
Natural regrowth - Enhanced selection	0.00119	0.00101	0.00137	<2e-16	
Resistant seedlings - Enhanced selection	-0.00512	-0.00530	-0.00494	<2e-16	
Resistant seeds - Enhanced selection	-0.00492	-0.00511	-0.00474	<2e-16	
Resistant seedlings - Natural regrowth	-0.00632	-0.00650	-0.00614	<2e-16	
Resistant seeds - Natural regrowth	-0.00612	-0.00630	-0.00594	<2e-16	
Resistant seeds - Resistant seedlings	0.00019	0.00001	0.00037	0.026	

4.4.4 Diskussion AP4

Die Anpassung der Wälder und der Forstwirtschaft an den Klimawandel, die Eindämmung des Klimawandels und die Erhaltung des wirtschaftlichen Werts und der Produktivität sind miteinander verbundene Ziele. Die gleichzeitige Bewirtschaftung der Wälder zur Sicherung des wirtschaftlichen Werts der europäischen Forstwirtschaft, ihres Potenzials zur Kohlenstoffbindung und -speicherung und damit ihres Potenzials zur Eindämmung des Klimawandels sowie die Förderung der Anpassung an zukünftige Bedingungen bilden den zentralen Grundsatz einer klimafreundlichen Forstwirtschaft (Hetemäki und Kangas, 2022; Venäläinen et al., 2022). Unser Individuen-basiertes Simulationsmodell der Walddemografie, das das Wachstum einzelner Bäume als Folge ihrer phänotypischen Merkmale verfolgt, zeigt, dass Waldbewirtschafteter erhebliche Möglichkeiten haben, kommerziell wichtige Merkmale zu beeinflussen und als Nebeneffekt die evolutionäre Anpassung der Europäischen Buche an zukünftige klimatische Bedingungen zu beschleunigen (Abb. 3-6, Tab. 1-8).

Mittlere Unterschiede in der Erntezeit und Kohortengröße als emergente Eigenschaften

Während unser Hauptziel darin besteht, zu verstehen, wie das Management die Reaktion auf Selektionsregime beeinflusst und dadurch (nicht-)adaptive Verläufe verändert, sind die emergenten mittleren Unterschiede in wirtschaftlich relevanten Waldmerkmalen groß. Wir stellen große Unterschiede in der Erntezeit und der Kohortengröße zwischen den Behandlungsmethoden fest. Insbesondere die Erntezeit des Szenarios mit resistenten Sämlingen lag deutlich hinter allen anderen Behandlungsmethoden zurück (58–71 Jahre, Abb. 3, Tab. 2), was erhebliche wirtschaftliche Auswirkungen hätte. Die Unterschiede in der Erntezeit zwischen den übrigen Behandlungsmethoden betrugen bis zu 13 Jahre (Abb. 3, Tab. 2). Selbst ein Unterschied von einem Jahrzehnt im Erntezeitpunkt kann sich in wirtschaftlichen Auswirkungen durch verzögerte Einnahmen, längere Kapitalbindung und ein erhöhtes Risiko für Störungen in der Spätrotation niederschlagen, insbesondere angesichts der zunehmenden Häufigkeit schwerer Störungen (Anders et al., 2025; Knapp et al., 2024; Schnabel et al., 2022; Schuldt et al., 2020).

Tatsächlich wurden kürzlich ökologisch-ökonomische Waldmodellierungsrahmen auf der Grundlage demografischer Ansätze entwickelt, um die Auswirkungen der Buchenwaldbewirtschaftung auf ökologische und ökonomische Ergebnisse zu bewerten (Schorn et al., 2025). Die Erweiterung solcher Ansätze um die genetische Zusammensetzung und die phänotypischen Merkmale der Population stellt einen plausiblen nächsten Schritt dar, um Waldbewirtschaftungsstrategien gemeinsam im Hinblick auf wirtschaftliche, ökologische und evolutionäre Anpassungsergebnisse bewerten zu können.

Adaptive Veränderung der Trockenresistenz und die Rolle der kontinuierlichen dichteabhängigen Selektion

Unsere Ergebnisse stimmen gut mit empirischen Belegen überein, dass Buchen innerhalb ihrer Population erhebliche genetische Variationen hinsichtlich ihrer Trockenresistenz aufweisen (Pfenninger et al., 2021) (Abb. 5, Tab. 5-6). Sie spiegeln auch frühere evolutionäre Modellierungsbemühungen wider, die zeigten, dass eine phänotypisch geleitete Selektion den adaptiven Wandel in Waldbaumpopulationen beschleunigen kann (Fririon et al., 2024; Oddou-Muratorio und Davi, 2014). Zusammen stützen diese Ergebnisse die Ansicht, dass die angewandte Bewirtschaftungsstrategie entscheidend für den Erfolg der Anpassung an den Klimawandel und andere Stressfaktoren sein kann. Eine solche evolutionär fundierte Bewirtschaftung hat das Potenzial, die gleichzeitigen Ziele der wirtschaftlichen Widerstandsfähigkeit, der Kohlenstoffbindung und -speicherung, der Anpassung an den Klimawandel und der Erhaltung der genetischen Vielfalt erheblich zu verbessern.

Unsere Simulationen zeigen einen entscheidenden Unterschied zwischen den verschiedenen Selektionstypen. Ein wesentlicher Unterschied zwischen den Bewirtschaftungsmaßnahmen war die Anwendung einer dichteabhängigen Durchforstung bei den resistenten Samen, einer verstärkten Selektion und einer natürlichen Verjüngung. Eine sanfte Selektion als Ergebnis der dichteabhängigen Durchforstung ermöglicht die kontinuierliche Filterung kleiner phänotypischer Unterschiede durch unterschiedliche Überlebensraten, die in frühen und mittleren Ontogenese-Stadien stark zum Tragen kommen. Während die Strategie der resistenten Sämlinge stochastische Mortalität und harte Selektion durch wachstumsbedingte Mortalität umfasst, schließt sie bewusst und realistisch einen kontinuierlichen dichteabhängigen Selektionsdruck und die damit verbundene Mortalität aus, da sie ein Szenario mit geringer Pflanzdichte darstellt, eine Bewirtschaftungspraxis, die häufig zur Linderung von Trockenstress empfohlen wird (Hetemäki und Kangas, 2022).

Das Fehlen einer dichteabhängigen Selektion in der resistenten Sämlingsbehandlung und die daraus resultierende mangelnde Anpassung (Abb. 5, Tab. 6) stützen den vorgeschlagenen Mechanismus, der für die mangelnde Anpassung an lokale abiotische Bedingungen verantwortlich ist, die bei Buchenpopulationen von Pfenninger et al. (2025a) festgestellt wurde. Die Autoren vermuten, dass die geringe Pflanzdichte den Selektionsdruck künstlich verringert haben könnte. Ein ähnliches Ergebnis wurde von Fririon et al. (2024) berichtet, wonach Bewirtschaftungsstrategien, bei denen eine hohe dichteabhängige Konkurrenz und Stressbelastung im Jugendstadium durch verzögertes Auslichten zu einem Höchstmaß an Anpassung führten. Somit stützen immer mehr Studien die Ansicht, dass eine intensive und kontinuierliche dichteabhängige Selektion entscheidend ist, um die Anpassung an zukünftige Bedingungen für Buchenwälder und wahrscheinlich alle anderen Wälder zu beschleunigen.

5. Diskussion und Bewertung der Projektergebnisse

AP1 liefert empirische Belege dafür, dass der anthropogene Klimawandel nicht nur eine zukünftige Bedrohung darstellt, sondern eine aktuelle evolutionäre Kraft ist, die schnelle genomische Veränderungen bei der Buche vorantreibt. Wir zeigen einen deutlichen Wandel der Selektionsdrücke auf: Während ältere Kohorten durch biotische Interaktionen und die lokale Geologie geprägt wurden, wird die jüngste Generation durch abiotische klimatische Faktoren, insbesondere Hitze- und Trockenstress, geformt, da die Populationen aus ihrer angestammten Nische verdrängt werden. Die Entdeckung außergewöhnlich hoher Selektionskoeffizienten ($s \approx 2$) in den wärmsten Gebieten bestätigt, dass langlebige Waldbäume über die genetische Variation verfügen, um schnell auf Umweltveränderungen zu reagieren. Diese Anpassungsfähigkeit hat jedoch Grenzen. Unsere Prognosen deuten darauf hin, dass unter Hochemissionsszenarien (SSP3-7.0 und SSP5-8.5) die

klimatische Verdrängung bis 2100 die historische Varianz bei weitem übersteigen und wahrscheinlich sogar diese schnelle evolutionäre Reaktion übertreffen wird. Während die natürliche Selektion also kurzfristig die Auswirkungen des Klimawandels aktiv abmildert, hängt das langfristige Fortbestehen der europäischen Buchenwälder von einer Stabilisierung der Klimaverläufe innerhalb der hier aufgezeigten physiologischen und evolutionären Grenzen ab.

Das von AP2 festgestellte Fehlen von Merkmalskorrelationen bzw. Überlapp von relevanten genomischen Loci mit wichtigen anderen Umweltfaktoren, sowie das nicht sehr weitreichende Kopplungsungleichgewicht bei der Buche haben gezeigt, dass eine mehrdimensionale, gleichzeitige Anpassung der Buche sehr gut möglich ist (Alberto *et al.*, 2013).

Dementsprechend legen die Ergebnisse des Dürreexperimentes mit Keimlingen in AP3 nahe, dass intraspezifische Konkurrenz von der Keimung an je nach vorliegenden Umweltbedingungen zu massiver Selektion führen können. Sämlinge mit längeren Wurzeln haben unter diesen Bedingungen einen großen Vorteil, was sich in einem deutlich längeren Überleben, aber auch in besseren sekundären Fitnessmerkmalen wie ober- und unterirdischer Biomasse niederschlägt. Der Versuch zeigte aber auch, dass es zumindest für die momentan vorkommenden Genotypen eine harte obere Grenze (~40 Tage) dessen gibt, was Keimlinge unter den Versuchsbedingungen an Dürre zu ertragen vermögen.

Sowohl diese experimentellen als auch die genomischen Ergebnisse bestätigen die in AP1 gewonnenen Erkenntnisse: eine schnelle Anpassung an Klimawandelverhältnisse, insbesondere an wesentlich trockenere Frühjahre, ist aufgrund der vorhandenen genetischen Variation sehr schnell möglich. Einen kausalen Zusammenhang legen auch die Übereinstimmungen der im Experiment identifizierten biologischen Funktionen der Gene, welche die Dürresistenz der Keimlinge vermitteln mit jenen, welche die Selektion der Jungwuchsklasse in der freien Natur vorantreiben, nahe.

Eher ungeplant hat der große Unterschied in der Dürresistenz von Samen aus der Natur und denen aus offiziellen Quellen die Ergebnisse der Simulationen aus AP4 bestätigt und damit auf ein mögliches Problem mit den vorgeschriebenen Wegen der Forstgutvermehrung aufmerksam gemacht.

Unser für AP4 geschaffenes Modell wurde so parametrisiert, dass es die genomische Evolution der Buche abbildet; Informationen zur Parametrisierung des Modells für andere Arten fehlen derzeit. Wir zeigen jedoch, dass die Einbeziehung der dichteabhängigen Mortalität für die adaptive Evolution von entscheidender Bedeutung ist, da sie eine kontinuierliche Filterung von Phänotypen durch weiche Selektion ermöglicht. Dieser Mechanismus ist nicht nur bei Buchen zu beobachten. Sofern funktionelle Merkmale, die Wachstum und Überleben beeinflussen, vererbbar sind und innerhalb der Populationen eine ausreichende Variabilität besteht, um die Wirkung der natürlichen Selektion zu ermöglichen, sollte eine kontinuierliche dichteabhängige Selektion schnelle adaptive Veränderungen an neue abiotische Bedingungen fördern, unabhängig von der genauen zugrunde liegenden genomischen Architektur. Unsere Ergebnisse deuten daher darauf hin, dass Bewirtschaftungsstrategien, die die Bestandsdichte und die dichteabhängige Konkurrenz während der Etablierungsphasen der Waldentwicklung stark reduzieren, unbeabsichtigt das adaptive Potenzial einer Vielzahl von Baumarten an zukünftige Bedingungen einschränken können.

Wir zeigen weiterhin, dass eine evolutionsorientierte Waldbewirtschaftung, unterstützt durch Genomik und satellitengestützte Phänotypisierung, einen realistischen Weg darstellt, um die Anpassung der Europäischen Buche und anderer Baumarten an die unter zukünftigen Klimabedingungen erforderliche höhere Dürresistenz zu beschleunigen. Wir empfehlen den verstärkten Einsatz von Bewirtschaftungsmethoden, die es ermöglichen, dass die dichteabhängige

Mortalität einen kontinuierlichen Selektionsdruck auf Waldbestände ausübt, da diese in allen Messgrößen vergleichsweise gut abschneiden, mit Ausnahme der genetischen Vielfalt, wo nur eine verstärkte Selektion und natürliches Nachwachsen die Vielfalt erhalten. Insgesamt unterstützen unsere Ergebnisse die aktuellen politischen Leitlinien, darunter die EU-Forststrategie 2030, die den Schwerpunkt auf genetische Vielfalt, klimagerechtes Vermehrungsmaterial und verbesserte Überwachungskapazitäten legt. Tatsächlich wurden, wie in AP1 gezeigt, bereits starke selektive Reaktionen auf das Klima bei Generationen in Buchenwäldern mit natürlicher Verjüngung beobachtet, was einen starken empirischen Beweis dafür liefert, dass die evolutionäre Rettung nicht nur eine vage Hoffnung für die Zukunft ist, sondern in heutigen Buchenbeständen bereits stattfindet.

Einordnung der Projektergebnisse in die rezente Literatur zum Thema

Viele Arbeitsgruppen haben sich in den letzten Jahren mit der Anpassung der Buche an die Dürre beschäftigt und auch den Effekt von verschiedenen Managementmaßnahmen auf die Dürresistenz untersucht. Diese Reaktion der wissenschaftlichen Gemeinschaft ist angesichts der Ergebnisse von Rukh *et al.* (2023), dass die „heißere Dürre“ von 2018–2019 in ihrer Intensität und Dauer beispiellos war und zu einem erheblichen Buchensterben und dauerhaften Auswirkungen auf die Vitalität der Bäume führte, ebenso notwendig wie begrüßenswert. Soweit relevant, flossen die Erkenntnisse aus diesen Arbeiten in die vorliegende Studie ein. Außerdem erlauben diese unabhängig gewonnenen Erkenntnisse die Einordnung der vorliegenden Studie.

So haben auch andere Gruppen den Zusammenhang zwischen individueller Dürresistenz und genetischen Markern hergestellt. Cuervo-Alarcon *et al.* (2021) haben festgestellt, dass Keimlinge, die aus xerischen Standorten stammten, eine größere Toleranz aufwiesen und weniger von den experimentellen Dürrebedingungen betroffen waren. Sie identifizierten fünf signifikante SNPs in drei Kandidatengenen, die eine bessere Leistung unter Trockenheitsbedingungen verleihen und zwischen 5,8 % und 13,4 % der entsprechenden phänotypischen Varianz in diesem Experiment erklärten, wenn es auch keinen Überlapp mit den von identifizierten Markern gab.

Eine ganze Reihe von Untersuchungen haben sich auf den Einfluss von Bewirtschaftungsmaßnahmen auf die Waldstruktur bzw. das Mikroklima fokussiert, die hier nicht direkt untersucht wurden. Menge *et al.* (2023) untersuchten Mikroklimata auf Bestandsebene und kommen zu dem Ergebnis, dass die Waldbewirtschaftung im Allgemeinen die mikroklimatische Vielfalt auf lokaler Ebene erhöht und unbewirtschaftete Altwälder stabilere, geringere tägliche Temperaturschwankungen aufweisen. Die Studie von Máliš *et al.* (2023) bestätigt diesen Befund und weist darauf hin, dass es nach einer Waldrodung etwa 60 Jahre dauert, bis sich die mikroklimatischen Bedingungen wieder auf den Zustand eines natürlich gewachsenen Waldes erholt haben. Eine weitere Studie Mathes *et al.* (2023) kommt zu dem Schluss, dass eine verringerte Kronendachbedeckung die Anfälligkeit von Buchen für durrebedingten Laubverlust erhöht, während forstwirtschaftliche Maßnahmen wie Durchforstungen nur begrenzt erfolgreich sind, um den Wachstumsrückgang durch Extremereignissen abzuschwächen.

Die Untersuchungen zu langfristigen Sterblichkeitsraten der Europäischen Buche zwischen bewirtschafteten und nicht bewirtschafteten Beständen, insbesondere unter Einbeziehung der schweren Dürrejahre 2018–2019 (Meyer *et al.*, 2022), zeigten klare Auswirkungen der Bewirtschaftung auf die Mortalitätsverteilung. Die Fällung vor allem minderer Stämme bewirkte eine Verlagerung der Mortalität hin zu größeren Baumkronen in bewirtschafteten Beständen während Dürrejahre. Dies bestätigt unsere Beobachtung aus AP1, dass es vor allem die älteren Exemplare sind, die, noch unter einem völlig anderen Klimaregime herangewachsen, vornehmlich unter der Dürre leiden.

Die Quantifizierung der Dürre-Auswirkungen von 2018–2020 auf europäische Buchenwälder durch Analyse des Radialwachstums, des aus Holz gewonnenen C-Signals und der Kronenentlaubung (Mathes *et al.*, 2024) bestätigten unsere für AP4 essentielle Annahme, dass sich Dürre negativ auf das Radialwachstum auswirkt. Des Weiteren wurden die Simulationsergebnisse hinsichtlich der Naturverjüngung durch einen möglichen kausalen Prozess unterlegt. Die Autoren legen nahe, dass eine erhöhte strukturelle Komplexität innerhalb von Beständen die Trockenresistenz aufgrund der kompensatorischen Wirkung der Unterholzpflanzen verbessern kann. In eine ähnliche Richtung gehen die Untersuchungen des Zusammenhangs zwischen der Morphologie der Baumkrone, der Astarchitektur und der radialen Wachstumsreaktion der Europäischen Buche auf Trockenheit (Kröner *et al.*, 2024). Die Studie stellt fest, dass bestimmte Variablen der Astarchitektur, wie lange Wasserleitungswege und viele Verzweigungsknoten, das radiale Wachstum unter Trockenbedingungen positiv beeinflussen. Diese Ergebnisse könnten erklären, dass bestimmte, in unseren Untersuchungen gefundene mit Dürresistenz assoziierte Gene (Pfenninger *et al.*, 2021, 2025a) u.a. mit einer Funktion bei der Wuchsform annotiert sind. Hingegen könnten die Ergebnisse von (Mathes *et al.*, 2023) bei Buchen in Nordbayern, dass die radiale Wachstumsreaktion von Buchen auf Trockenstress von ihrer sozialen Position abhängt, ein Trugschluss sein. Sie stellten fest, dass dominante Bäume (i.e. die älteren Kronenbäume) am stärksten von einer Wachstumsminderung betroffen waren, während untergeordnete Bäume (i.e. eine jüngere Kohorte) ein konsistenteres Wachstum zeigten. Im Licht der Ergebnisse von AP1 wäre es jedoch auch durchaus denkbar, dass dieser Unterschied auf die bereits bessere Anpassung der jüngeren Kohorten im Bestand zurückzuführen ist.

Quantitative Modelle, die sich mit den ökologischen und ökonomischen Auswirkungen verschiedener Managementstrategien befassen, wurden ebenfalls in den letzten Jahren veröffentlicht. Schorn *et al.* (2024) präsentierten Modell, das einen linearen Kompromiss zwischen Holzeinnahmen und Biodiversitätsschutz aufzeigt, wobei jeder zusätzlich erhaltene Lebensraumbaum zu einem vorhersehbaren Verlust des maximalen Ernteertrags führt. Allerdings zeigen unsere Ergebnisse so große Unterschiede in der finalen Kohortengröße zwischen den Bewirtschaftungsmethoden auf, dass die Erhaltung von einzelnen Habitatbäumen dagegen marginale Effekte hätte.

Aufgrund der zentralen Rolle von Fernerkundung für unseren Ansatz, die momentan noch eine räumlich zu geringe Auflösung für Einzelbaumstudien aufweist, ist die vorliegende Studie auf Buchen-dominierte Standorte begrenzt. Eine Modellstudie in mediterranen Wäldern kommt jedoch zu dem Ergebnis, dass die Mischung von Buchen mit anderen Arten wie Weißtannen die Kohlenstoffbindung deutlich erhöht und die Widerstandsfähigkeit der Wälder gegenüber dem Klimawandel im Vergleich zu reinen Buchenbeständen verbessert (Rossi *et al.*, 2025). Da mittlerweile die technischen Voraussetzungen für eine Auflösung einzelner Bäume gegeben sind, sollten solche Studien unbedingt zeitnah durchgeführt werden (siehe Ausblick).

Auffällig im Vergleich zur Dekade 2010-2020 ist die geringe Zahl von Studien zur Analyse bzw. Vorhersage über die zukünftige räumliche Verbreitung der Buche in den letzten Jahren. Eine Überblicksstudie von 2021 über die älteren Arbeiten (Antonucci *et al.*, 2021) wies darauf hin, dass viele Vorhersagemodelle Gebietsverschiebungen für die Europäische Buche prognostizieren, was als Orientierungshilfe für die unterstützte Migration oder den Genfluss dienen könnte. Generell warnen die meisten Modellierungsstudien vor der hohen Empfindlichkeit der europäischen Buchenwälder gegenüber dem zukünftigen Klimawandel und legen eine Verkleinerung in ihrer Ausdehnung nahe. Zu einem ähnlichen Ergebnis kommt eine spätere Studie von Illés & Móricz (2022). Die Autoren führten eine Klimahüllkurvenanalyse unter Verwendung der Random-Forest-Methode durch, um die potenziellen Klimahüllkurven von neun europäischen Baumarten, darunter die Buche, für einen vergangenen Zeitraum und drei zukünftige Zeiträume (bis 2100) unter zwei Emissionsszenarien

(RCP4.5 und RCP8.5) zu schätzen. Die Studie prognostizierte, dass *Fagus sylvatica* unter zukünftigen Klimaszenarien 58 % seines derzeitigen Verbreitungsgebiets verlieren könnte, was auf eine erhebliche Verringerung der potenziell geeigneten Klimazonen hindeutet und dass sich aufgrund des Klimawandels das Verbreitungsgebiet voraussichtlich weiter nach Norden und in höhere Lagen verlagern wird. Dieses auf einem räumlich und zeitlich statischen Artverständnis beruhende Bild wird durch die Einbeziehung der Möglichkeit zur evolutionären Anpassung, wie sie seit dem verstärkt gefordert wird (Waldvogel *et al.*, 2020), durch die vorliegende Studie sehr stark modifiziert. Insbesondere die aus diesen Studien gezogenen Schlussfolgerungen und Handlungsempfehlungen, wie assistierter Genfluss oder gar Ersatz durch nicht-heimische Baumarten werden von der vorliegenden Studie als ökologisch riskant, aufwendig, teuer und, vor Allem, als überflüssig massiv in Frage gestellt. Auch andere Autoren sehen diese Strategien aus ähnlichen Gründen zunehmend kritisch (Michalet *et al.*, 2024; Zou *et al.*, 2024; Szamosvári *et al.*, 2025), wenn nicht sogar als direkt gefährlich (Benomar *et al.*, 2022; Stefanini *et al.*, 2025).

Ein wichtiger Perspektivartikel (Kremer *et al.*, 2025) untersuchte die genetischen Mechanismen hinter der Widerstandsfähigkeit von Waldbäumen und argumentierte, dass große effektive Populationsgrößen und eine hohe genetische Vielfalt es Bäumen ermöglichen, sich schneller als bisher angenommen an Umweltveränderungen anzupassen. Die vorliegende Studie zeigt zum ersten Mal empirisch umfassend, dass diese mehr auf punktuellen Daten und theoretischen Überlegungen zur schnellen Anpassungsfähigkeit und genetischer Resilienz beruhende Perspektive tatsächlich eine materielle Basis hat.

In der letztendlichen Essenz betont die Literatur der letzten Jahre die Notwendigkeit eines Überganges zu einer naturnahen Forstwirtschaft, um den Buchenpopulationen zu helfen, sich an die sich verändernden Umweltbedingungen in Mitteleuropa anzupassen. Dem entsprechend kommt eine umfassende Auswertung von 140 Studien aus dem Jahr 2024 (Fuchs *et al.*, 2024) zu dem Schluss, dass die Europäische Buche als schattenliebenden, widerstandsfähigen Kandidaten auch unter Klimawandelbedingungen sehr wohl als Ersatz der in Mitteleuropa rückläufigen Fichte dienen kann - vorausgesetzt, sie wird mit naturnaher Waldbewirtschaftung bewirtschaftet. Die vorliegende Studie gibt dieser Schlussfolgerung durch den integrativen Ansatz mit Fernerkundung, Genomik, (natürlichen) Experimenten und Modellierung unter Einbeziehung künftiger Klimaszenarien die notwendige, umfassende wissenschaftliche Basis.

6. Handlungsempfehlungen

Ziel des Projekts war es, durch die Zusammenführung von verschiedenen Ansätzen der Arbeitspakete 1-3 in einer Modellierung klare Handlungsempfehlungen für nachhaltige Managementstrategien von Buchenwäldern zu geben, die sowohl forstliche Belange als auch die Anpassung an den Klimawandel und die langfristige Erhaltung des evolutionären Potentials der Art berücksichtigt. Die Ergebnisse dieser Modellierung lassen sich durch die Abwägung der Vor- und Nachteile direkt in praxisgerechte Handlungsempfehlungen umsetzen, wie der Tabelle 10 zu entnehmen ist.

Tabelle 10. Handlungsempfehlungen des Projektes.

Managementstrategie	Vorteile	Nachteile	Empfehlung
Resistente Samen	-größter Selektionseffekt -früheste Schlagreife -höchste Überlebensrate	-extremer Verlust genetischer Variabilität -hohe Kosten für Samengeneration, Flächenvorbereitung und Ausbringung	Für Flächen, bei denen eine Naturverjüngung nicht möglich ist (z.B. große Kalamitätsflächen)
Naturverjüngung mit verstärkter Selektion	-starker Selektionseffekt -frühe Schlagreife -hohe Überlebensrate	-(geringer) Verlust genetischer Variabilität -Aufwand für Monitoring	Empfohlenes Standardmanagement für den Wirtschaftswald
Naturverjüngung	-starker Selektionseffekt -frühe Schlagreife -keine Verluste genetischer Variabilität -geringe Managementkosten	-moderate Überlebensrate	Für Flächen, bei denen die wirtschaftliche Verwertung nicht im Vordergrund steht
Aufforstung mit Dürre-resistenten Setzlingen	- keine	-kein Selektionseffekt -späte Schlagreife -geringe Überlebensrate -hoher Verlust genetischer Variabilität -hohe Kosten für Anzucht, Auswahl, Ausbringung, Schutz und Pflege	Nicht zu empfehlen

7. Fazit, Ausblick und Forschungsbedarf

7.1 Fazit

Im Antrag genannte Projektziele wurden vollumfänglich erreicht. Der Abschlussbericht für das FAST Projekt belegt, dass wir die Krise der Buche am besten bewältigen, indem wir der Natur weitestgehend die Regie überlassen. Die Buche passt sich an – wir müssen ihr lediglich den Raum und die Zeit dafür geben. Ein evolutionär orientiertes Management ist der einzige wissenschaftlich

fundierte Weg zu einem dauerhaften Erhalt unserer Waldökosysteme, der gleichzeitig ökonomisch vernünftig ist – sofern es uns gelingt, den Klimawandel in bestimmten Grenzen zu halten.

Im unmittelbaren Zusammenhang mit der Studie wurden bereits folgende Publikationen veröffentlicht:

- Pfenninger, M. (2025) On the potential for GWAS with phenotypic population means and allele-frequency data (popGWAS). *Peer Community Journal*, **5**, e40.
- Pfenninger, M., Langan, L., Feldmeyer, B., Fussi, B., Hoffmann, J., Hetzer, J., *et al.* (2025a) Phenotypic drought stress prediction of European beech (*Fagus sylvatica*) by genomic prediction and remote sensing. *Frontiers in Ecology and Evolution*, **13**, 1704275.
- Pfenninger, M., Langan, L., Feldmeyer, Barbara, Eberhardt, Linda, Reuss, Friederike, Hoffmann, Janik, *et al.* (2025b) Predicting forest tree leaf phenology under climate change using satellite monitoring and population-based GWAS. *Global Change Biology*, **31**.

Weitere Studien werden zeitnah folgen (siehe Ausblick).

7.2 Ausblick

Im unmittelbaren Anschluss an das Projekt werden folgende, damit zusammenhängende Aktivitäten verfolgt:

- Die Projektergebnisse werden zeitnah in mindestens vier publikationsfähige Manuskripte verarbeitet, von denen zwei bei Abgabe des Berichts bereits zur Begutachtung eingereicht sind (AP1 und AP4).
- Die Modellierungsergebnisse werden mit Hilfe empirischer Forstdaten und hochpräziser Satellitendaten hinsichtlich des Effekts unterschiedlicher Managementpraktiken validiert. Hier ist ebenfalls eine Veröffentlichung geplant.
- Ausgründung eines Start-Ups für Fernmessung von individueller Baumfitness (Machine Learning gestützte Vorhersage der Baummortalitätswahrscheinlichkeit als Grundlage für verstärktes Selektionsmanagement) ist geplant und eine entsprechende Förderung wurde beantragt.

7.3 Forschungsbedarf

Folgende weitergehende Forschungsfragen haben sich durch das Projekt ergeben:

- *Sind aus offiziellen Quellen bezogene Samen bzw. Setzlinge aufgrund der geltenden Vorschriften grundsätzlich schlechter an Klimawandelbedingungen angepasst als Wildsamens?*
Es wäre dringend zu klären, ob die hier gemachten Beobachtungen ein Zufallsbefund waren oder ob die im Forstvermehrungsgutgesetz bzw. der Forstvermehrungsgut-Zulassungsverordnung niedergelegten Vorschriften zur Saatgut- und Setzlingsgewinnung aktiv die Anpassung an Klimawandelbedingungen verhindern.
- *Lassen sich die hier gewonnenen Erkenntnisse auch auf andere Forstbaumarten übertragen und lässt sich die zukünftige bzw. ökologisch und wirtschaftlich optimale Zusammensetzung voraussagen?*
Ausweitung von popGWAS und Phänotypisierung auf wichtige EU-Waldbaumarten, die Verbesserung von Phänotypisierungsmethoden und Modellierung von evolutionsorientierter Bewirtschaftung haben das Potenzial, die Anpassung der europäischen Wälder insgesamt an den Klimawandel zu beschleunigen.
- *Sind Populationen der Buche durch die Verfügbarkeit von Mutationen in ihrer Evolution limitiert?*
Die festgestellte Abnahme der genetischen Variabilität durch die beobachtete starke Selektion könnte potentiell in der Zukunft zu einem Verlust der Anpassungsfähigkeit führen.

Ob dies tatsächlich eine Gefahr ist, hängt von der effektiven Mutationsrate der Buche ab; im Besten Fall ist die Buche nicht mutationslimitiert, d.h. alle möglichen Mutationen sind effektiv zu jeder Zeit in der Population vorhanden. Die Mutationsrate von *F. sylvatica* (ebenso wie die der meisten Waldbäume) ist bisher nicht bekannt.

- *Trägt das beobachtete Global Brightening zusammen mit der Klimaerwärmung zum Umweltstress der Buche bei?*

Die starke Selektion zwischen Generationen und die Anreicherung von Genen involviert in die Erhaltung der Genomintegrität rücken extreme Hitzeereignisse und intensivierte Strahlung als möglichen, aber bisher wenig beachteten und somit ggf. unterschätzten Stressor in den Fokus. Es stellt sich die Frage, inwieweit klimawandelbedingte Hitzeereignisse und erhöhte Strahlung die Fertilität, Genomintegrität und Mutationsrate beeinflussen.

Die Suche nach geeigneten Förderprogrammen für die oben skizzierten Forschungsprojekte ist im Gange.

8. Ausblick: Die Zukunft unserer Buchenwälder sichern

Das Kernproblem: Die Klimakrise setzt unseren Wäldern zu. Bisher dachte man, wir müssten massiv eingreifen und neue Bäume pflanzen, um den Wald zu retten. Der vorliegende Abschlussbericht zeigt: Das Gegenteil ist der Fall. Die Natur ist uns bereits einen Schritt voraus.

1. Die Buche ist ein Überlebenskünstler Unsere heimische Buche ist weitaus anpassungsfähiger, als die Wissenschaft bisher vermutet hat. Die Forschung zeigt, dass sich die Bäume bereits von selbst an Klimawandelbedingungen anpassen. Die junge Generation, die heute im Wald von allein nachwächst, besitzt bereits deutlich bessere Erbanlagen für das neue Klima als die alten Bäume. Die Natur „sortiert“ schwache Bäume bereits in Rekordgeschwindigkeit aus.

2. Der Wald braucht Ruhe, keine „Reparatur“ Um diese natürliche Selbstheilungskraft zu nutzen, ist eine naturnahe Bewirtschaftung der einzige Weg. Wir müssen dem Wald den Raum geben, sich über seine eigenen Samen zu verjüngen. Nur so entstehen resiliente, also widerstandsfähige Wälder, die auch künftigen Wetterextremen standhalten können.

3. Das Beste für die Natur ist das Beste für den Haushalt Die gute Nachricht für die Finanzen: Die effektivste Methode der Waldpflege ist gleichzeitig die günstigste. Den Wald sich selbst verjüngen zu lassen, kostet fast nichts. Im Vergleich dazu sind teure Management-Eingriffe oft nicht nur unnötig, sondern sogar kontraproduktiv. Eine natürliche Entwicklung sichert den wirtschaftlichen Wert des Waldes am besten – bei minimalem Kostenaufwand.

4. Warnung vor künstlichen Lösungen (Aufforstung & fremde Arten) Der Bericht warnt eindringlich vor vermeintlich schnellen Lösungen:

- **Pflanzungen:** Setzlinge sowie Saatgut aus Samendarren und Baumschulen haben oft nicht die „Erfahrung“ mit dem lokalen Boden und Klima. Sie sterben unter Klimawandelbedingungen viel häufiger und früher ab.
- **Fremde Arten:** Das Ersetzen unserer Buche durch verwandte Arten aus anderen Regionen (z. B. aus dem Osten) führt direkt ins Desaster. Diese Bäume passen nicht in unser Ökosystem und scheitern im harten Waldalltag massenhaft. Solche Versuche sind teure Fehlinvestitionen mit hohem Ausfallrisiko.

5. Ein Modell für alle Baumarten Die Erkenntnisse zur Buche sind ein Durchbruch. Jetzt müssen wir diesen Ansatz dringend auf andere wichtige Baumarten (wie Eiche oder Fichte) übertragen. Die

Kosten für diese Forschung sind verschwindend gering im Vergleich zu dem, was finanziell und ökologisch auf dem Spiel steht, wenn wir unsere Wälder verlieren. Wir haben das Werkzeug nun in der Hand – wir müssen es nur konsequent nutzen.

Fazit: Wir müssen nicht gegen die Natur arbeiten, sondern mit ihr. Naturnahe Waldwirtschaft spart Steuergelder, nützt der Forstwirtschaft, schützt das Klima und sichert die Zukunft unserer heimischen Wälder.

9. Akzessorische Projekte

Folgende Projekte haben sich im Laufe des Projektes als mögliche zukünftige Forschungsprojekte ergeben.

Genomische und transkriptomische Grundlagen der photosynthetischen Lichtreaktionsnorm

Die Rotbuche ist als Schattenbaum charakterisiert, d.h. ein Großteil der Photosyntheseleistung wird von beschatteten Blättern erbracht. In diesem Projekt haben wir an 14 Individuen entlang eines Lichtgradienten an jeweils 7 Blättern i) die Photosyntheseleistung, ii) die Lichtstärke und iii) die Transkription aller aktiven Gene gemessen. Da wir zusätzlich auch noch die Genome der jeweiligen Individuen sequenziert haben, wird es die Auswertung der Daten erlauben, sowohl die Unterschiede der gemessenen Photosyntheseleistung in dem Lichtgradienten auf die Aktivität bestimmter Gene zurückzuführen, als auch die Unterschiede in der Genexpression zwischen Individuen bestimmten Genvarianten zuzuordnen. Damit wird das grundlegende Verständnis für Fitnessunterschiede innerhalb der Art vertieft.

Die Blutbuche als potentieller Erstbesiedler von Kalamitätsflächen

Ein neugiergetriebener Zufallsbefund, gefolgt von systematischen Untersuchungen hat gezeigt, dass die Blutbuche - eine durch eine einzige dominante Mutation ca. im 16. Jahrhundert bei Sondershausen in Thüringen hervorgegangene Varietät der Rotbuche - eine umgekehrte photosynthetische Reaktionsnorm hat. Eine Blutbuche ist im Gegensatz zur normalen Rotbuche kein Schattenbaum, sondern ein Lichtbaum! Da die beiden Varietäten genetisch vollkommen kompatibel sind und unbegrenzt auskreuzen, bietet es sich ggf. an, Blutbuchensamen an Stellen auszubringen, an denen Keimlinge der Rotbuche aufgrund des fehlenden Schattens Probleme beim Aufwuchs haben, wie z.B. größere Kalamitätsflächen und Waldränder. Zuvor gilt es allerdings, diese Befunde zu bestätigen, die verantwortliche Mutation und ihre Funktion zu charakterisieren und die angenommene Überlegenheit von Blutbuchen bei der Etablierung unter Volllichtbedingungen experimentell zu validieren.

10. Literaturverzeichnis

- Alberto, F.J., Aitken, S.N., Alía, R., González-Martínez, S.C., Hänninen, H., Kremer, A., *et al.* (2013) Potential for evolutionary responses to climate change—evidence from tree populations. *Global change biology*, **19**, 1645–1661.
- Alvarado, A.H., Bossu, C.M., Harrigan, R.J., Bay, R.A., Nelson, A.R.P., Smith, T.B., *et al.* (2022) Genotype–environment associations across spatial scales reveal the importance of putative adaptive genetic variation in divergence. *Evolutionary Applications*, **15**, 1390–1407.
- Amin, I., Rasool, S., Mir, M.A., Wani, W., Masoodi, K.Z. & Ahmad, P. (2021) Ion homeostasis for salinity tolerance in plants: a molecular approach. *Physiologia Plantarum*, **171**, 578–594.
- Antonucci, S., Santopuoli, G., Marchetti, M., Tognetti, R., Chiavetta, U. & Garfi, V. (2021) What is known about the management of European beech forests facing climate change? A review. *Current Forestry Reports*, **7**, 321–333.
- Arend, M., Gessler, A. & Schaub, M. (2016) The influence of the soil on spring and autumn phenology in European beech. *Tree physiology*, **36**, 78–85.
- Atkinson, N.J. & Urwin, P.E. (2012) The interaction of plant biotic and abiotic stresses: from genes to the field. *Journal of experimental botany*, **63**, 3523–3543.
- Benomar, L., Bousquet, J., Perron, M., Beaulieu, J. & Lamara, M. (2022) Tree maladaptation under mid-latitude early spring warming and late cold spell: implications for assisted migration. *Frontiers in Plant Science*, **13**, 920852.
- Buiteveld, J., Wiersma, H., Paulo, M.-J., Verbeek, I. & Copini, P. (2025) Growth, spring phenology and stem quality of four broadleaved species assessed in provenance trials in the Netherlands—Implications for seed sourcing. *iForest-Biogeosciences and Forestry*, **18**, 242.
- Charrier, G., Martin-StPaul, N., Damesin, C., Delpierre, N., Hänninen, H., Torres-Ruiz, J.M., *et al.* (2021) Interaction of drought and frost in tree ecophysiology: rethinking the timing of risks. *Annals of Forest Science*, **78**, 40.
- Chebib, J. & Guillaume, F. (2021) Pleiotropy or linkage? Their relative contributions to the genetic correlation of quantitative traits and detection by multitrait GWA studies. *Genetics*, **219**, iyab159.
- Climent, J., Alía, R., Karkkainen, K., Bastien, C., Benito-Garzon, M., Bouffier, L., *et al.* (2024) Trade-offs and Trait Integration in Tree Phenotypes: Consequences for the Sustainable Use of Genetic Resources. *Current Forestry Reports*, **10**, 196–222.
- Cope, O.L., Keefover-Ring, K., Kruger, E.L. & Lindroth, R.L. (2021) Growth–defense trade-offs shape population genetic composition in an iconic forest tree species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **118**, e2103162118.
- Cuervo-Alarcon, L., Arend, M., Müller, M., Sperisen, C., Finkeldey, R. & Krutovsky, K.V. (2021) A candidate gene association analysis identifies SNPs potentially involved in drought tolerance in European beech (*Fagus sylvatica* L.). *Scientific reports*, **11**, 2386.
- Dedefo, K., Derero, A., Tesfaye, Y. & Muriuki, J. (2017) Tree nursery and seed procurement characteristics influence on seedling quality in Oromia, Ethiopia. *Forests, Trees and Livelihoods*, **26**, 96–110.
- Eberhardt, L., Reuss, F., Nieto-Blazquez, M.E., Hetzer, J., Feldmeyer, B. & Pfenninger, M. (2026) Climate change intensifies rapid genomic selection beyond the ancestral niche of *Fagus sylvatica*.
- Fernández-Molano, G.E., Méndez-Alonzo, R., Alvarez-Añorve, M., Terrazas, T. & Tinoco-Ojanguren, C. (2025) Stomatal regulation, leaf water relations, and leaf phenology are coordinated in tree species from the Sonoran Desert. *AoB Plants*, **17**, plaf041.
- Franklin, O., Palmroth, S. & Näsholm, T. (2014) How eco-evolutionary principles can guide tree breeding and tree biotechnology for enhanced productivity. *Tree Physiology*, **34**, 1149–1166.
- Fuchs, Z., Vacek, Z., Vacek, S., Cukor, J., Šimůnek, V., Štefančík, I., *et al.* (2024) European beech (*Fagus sylvatica* L.): A promising candidate for future forest ecosystems in Central Europe amid climate change. *Central European Forestry Journal*, **70**, 62–76.
- Grossnickle, S.C. & Ivetić, V. (2017) Direct seeding in reforestation—a field performance review. *Reforesta*, 94–142.

- Guo, C., Bao, X., Sun, H., Zhu, L., Zhang, Y., Zhang, K., *et al.* (2024) Optimizing root system architecture to improve cotton drought tolerance and minimize yield loss during mild drought stress. *Field Crops Research*, **308**, 109305.
- Hasanuzzaman, M., Bhuyan, M.B., Zulfiqar, F., Raza, A., Mohsin, S.M., Mahmud, J.A., *et al.* (2020) Reactive oxygen species and antioxidant defense in plants under abiotic stress: Revisiting the crucial role of a universal defense regulator. *Antioxidants*, **9**, 681.
- Illés, G. & Móricz, N. (2022) Climate envelope analyses suggests significant rearrangements in the distribution ranges of Central European tree species. *Annals of Forest Science*, **79**, 35.
- Kou, X., Han, W. & Kang, J. (2022) Responses of root system architecture to water stress at multiple levels: A meta-analysis of trials under controlled conditions. *Frontiers in Plant Science*, **13**, 1085409.
- Krajmerová, D., Hrivnák, M., Ditmarová, L., Jamnická, G., Kmet', J., Kurjak, D., *et al.* (2017) Nucleotide polymorphisms associated with climate, phenology and physiological traits in European beech (*Fagus sylvatica* L.). *New Forests*, **48**, 463–477.
- Kremer, A., Chen, J. & Lascoux, M. (2025) 'Chimes of resilience': what makes forest trees genetically resilient? *New Phytologist*, **246**, 1934–1951.
- Kröner, K., Larysch, E., Schindler, Z., Obladen, N., Frey, J., Stangler, D.F., *et al.* (2024) Influence of crown morphology and branch architecture on tree radial growth of drought-affected *Fagus sylvatica* L. *Forest Ecosystems*, **11**, 100237.
- Ku, Y.-S., Sintaha, M., Cheung, M.-Y. & Lam, H.-M. (2018) Plant hormone signaling crosstalks between biotic and abiotic stress responses. *International journal of molecular sciences*, **19**, 3206.
- Lasky, J.R., Josephs, E.B. & Morris, G.P. (2023) Genotype–environment associations to reveal the molecular basis of environmental adaptation. *The Plant Cell*, **35**, 125–138.
- Lazarus, B.E., Castanha, C., Germino, M.J., Kueppers, L.M. & Moyes, A.B. (2018) Growth strategies and threshold responses to water deficit modulate effects of warming on tree seedlings from forest to alpine. *Journal of Ecology*, **106**, 571–585.
- Liu, J.N., Yan, L., Chai, Z., Liang, Q., Dong, Y., Wang, C., *et al.* (2025) Pan-genome analyses of 11 *Fraxinus* species provide insights into salt adaptation in ash trees. *Plant communications*, **6**.
- Lukas Schroeder. (2023) *Genetische Anpassung an unterschiedliche lokale Boden pH-Werte in der Rotbuche (Fagus sylvatica L.)* (Bachelorarbeit).
- Máliš, F., Ujhazy, K., Hederova, L., Ujhazyova, M., Csölleová, L., Coomes, D.A., *et al.* (2023) Microclimate variation and recovery time in managed and old-growth temperate forests. *Agricultural and Forest Meteorology*, **342**, 109722.
- Mathes, T., Seidel, D. & Annighöfer, P. (2023) Response to extreme events: do morphological differences affect the ability of beech (*Fagus sylvatica* L.) to resist drought stress? *Forestry*, **96**, 355–371.
- Mathes, T., Seidel, D., Klemmt, H.-J., Thom, D. & Annighöfer, P. (2024) The effect of forest structure on drought stress in beech forests (*Fagus sylvatica* L.). *Forest Ecology and Management*, **554**, 121667.
- Menge, J.H., Magdon, P., Wöllauer, S. & Ehbrecht, M. (2023) Impacts of forest management on stand and landscape-level microclimate heterogeneity of European beech forests. *Landscape Ecology*, **38**, 903–917.
- Meyer, P., Spînu, A.P., Mölder, A. & Bauhus, J. (2022) Management alters drought-induced mortality patterns in European beech (*Fagus sylvatica* L.) forests. *Plant Biology*, **24**, 1157–1170.
- Michalet, R., Carcaillet, C., Delerue, F., Domec, J. & Lenoir, J. (2024) Assisted migration in a warmer and drier climate: less climate buffering capacity, less facilitation and more fires at temperate latitudes? *Oikos*, **2024**, e10248.
- Morillas, L., Leiva, M.J., Pérez-Ramos, I.M., Cambrollé, J. & Matías, L. (2023) Latitudinal variation in the functional response of *Quercus suber* seedlings to extreme drought. *Science of the Total Environment*, **887**, 164122.
- Moser, B., Bachofen, C., Müller, J.D., Metslaid, M. & Wohlgemuth, T. (2016) Root architecture might account for contrasting establishment success of *Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii* and *Pinus sylvestris* in Central Europe under dry conditions. *Annals of Forest Science*, **73**, 959–970.

- Muhammad Aslam, M., Waseem, M., Jakada, B.H., Okal, E.J., Lei, Z., Saqib, H.S.A., *et al.* (2022) Mechanisms of abscisic acid-mediated drought stress responses in plants. *International journal of molecular sciences*, **23**, 1084.
- Nieves-Cordones, M., García-Sánchez, F., Pérez-Pérez, J.G., Colmenero-Flores, J.M., Rubio, F. & Rosales, M.A. (2019) Coping with water shortage: an update on the role of K⁺, Cl⁻, and water membrane transport mechanisms on drought resistance. *Frontiers in Plant Science*, **10**, 1619.
- Panda, S.K., Gupta, D., Patel, M., Vyver, C.V.D. & Koyama, H. (2024) Functionality of reactive oxygen species (ROS) in plants: Toxicity and control in Poaceae crops exposed to abiotic stress. *Plants*, **13**, 2071.
- Pfenninger, M. (2025) On the potential for GWAS with phenotypic population means and allele-frequency data (popGWAS). *Peer Community Journal*, **5**, e40.
- Pfenninger, M., Langan, L., Feldmeyer, B., Fussi, B., Hoffmann, J., Hetzer, J., *et al.* (2025a) Phenotypic drought stress prediction of European beech (*Fagus sylvatica*) by genomic prediction and remote sensing. *Frontiers in Ecology and Evolution*, **13**, 1704275.
- Pfenninger, M., Langan, L., Feldmeyer, Barbara, Eberhardt, Linda, Reuss, Friederike, Hoffmann, Janik, *et al.* (2025b) Predicting forest tree leaf phenology under climate change using satellite monitoring and population-based GWAS. *Global Change Biology*, **31**.
- Pfenninger, M., Reuss, F., Kiebler, A., Schönnenbeck, P., Caliendo, C., Gerber, S., *et al.* (2021) Genomic basis for drought resistance in European beech forests threatened by climate change. *Elife*, **10**, e65532.
- Ratajczak, E., Małecka, A., Bagniewska-Zadworna, A. & Kalemba, E.M. (2015) The production, localization and spreading of reactive oxygen species contributes to the low vitality of long-term stored common beech (*Fagus sylvatica* L.) seeds. *Journal of Plant Physiology*, **174**, 147–156.
- Rossi, L.M.W., Oggioni, S.D., Brocco, S., Djacenko, S. & Vacchiano, G. (2025) Interplay of species mixture, climate change, and management regimes on carbon stocks and sinks in a Mediterranean beech forest. *Forest Ecology and Management*, **578**, 122472.
- Rukh, S., Sanders, T.G., Krüger, I., Schad, T. & Bolte, A. (2023) Distinct responses of European beech (*Fagus sylvatica* L.) to drought intensity and length—a review of the impacts of the 2003 and 2018–2019 drought events in Central Europe. *Forests*, **14**, 248.
- Salvi, P., Manna, M., Kaur, H., Thakur, T., Gandass, N., Bhatt, D., *et al.* (2021) Phytohormone signaling and crosstalk in regulating drought stress response in plants. *Plant Cell Reports*, **40**, 1305–1329.
- Schorn, M.E., Quaas, M.F., Schenk, H., Wirth, C. & Rüger, N. (2024) Multi-objective management of naturally regenerating beech forests—An ecological-economic optimization approach. *bioRxiv*, 2024–06.
- Shoaib, M., Banerjee, B.P., Hayden, M. & Kant, S. (2022) Roots' drought adaptive traits in crop improvement. *Plants*, **11**, 2256.
- Sirichandra, C., Wasilewska, A., Vlad, F., Valon, C. & Leung, J. (2009) The guard cell as a single-cell model towards understanding drought tolerance and abscisic acid action. *Journal of experimental botany*, **60**, 1439–1463.
- Stefanini, C., Sperisen, C., Guillaume, F., Csilléry, K., Chybicki, I. & Kurz, M. (2025) Assisted gene flow in forestry practice: assessment of risks and benefits 100 years after replicate introductions of Caucasian beech in Western Europe. *Authorea Preprints*.
- Szamosvári, E., Chakraborty, D., Schöler, S. & Van Loo, M. (2025) Assisted Migration as a Climate Change Adaptation Strategy. In *Ecological Connectivity of Forest Ecosystems* (ed. by Lapin, K., Oettel, J., Braun, M. & Konrad, H.). Springer Nature Switzerland, Cham, pp. 297–309.
- Tao, W., He, J., Smith, N.G., Yang, H., Liu, J., Chen, L., *et al.* (2024) Tree growth rate-mediated trade-off between drought resistance and recovery in the Northern Hemisphere. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **291**.
- Tautz, D., Pallares, L.F., Andersson, L., Barghi, N., Barton, N., Bay, R., *et al.* (2026) Beyond Mendel: a call to revisit the genotype–phenotype map through new experimental paradigms. *Genetics*, iyag024.

- Waldvogel, A.-M., Feldmeyer, B., Rolshausen, G., Exposito-Alonso, M., Rellstab, C., Kofler, R., *et al.* (2020) Evolutionary genomics can improve prediction of species' responses to climate change. *Evolution Letters*, **4**, 4–18.
- Walters, M.B., Kunkle, J.M., Kobe, R.K. & Farinosi, E.J. (2023) Seedling drought responses governed by root traits, site-soil moisture regimes and overstory competition-facilitation. *Forest Ecology and Management*, **544**, 121159.
- Wani, A.B., Chadar, H., Wani, A.H., Singh, S. & Upadhyay, N. (2017) Salicylic acid to decrease plant stress. *Environmental Chemistry Letters*, **15**, 101–123.
- Wawrzyniak, M.K., Michalak, M. & Chmielarz, P. (2020) Effect of different conditions of storage on seed viability and seedling growth of six European wild fruit woody plants. *Annals of Forest Science*, **77**, 58.
- Xie, Y., Wang, X. & Silander, J.A. (2015) Deciduous forest responses to temperature, precipitation, and drought imply complex climate change impacts. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **112**, 13585–13590.
- Zou, Y., Backus, G.A., Safford, H.D., Sawyer, S. & Baskett, M.L. (2024) Quantifying the Capacity for Assisted Migration to Achieve Conservation and Forestry Goals Under Climate Change. *Journal of Biogeography*, **51**, 2440–2455.

11. Anhang

Tabelle der genomisch untersuchten Standorte.

Abkürzung	Ort	Sammeldatum	Latitude	Longitude	Anzahl Individuen		
					BA	ST	JU
BEN	Benkhausen (Diemelsee)	02.08.2022	51.34371	8.7976	48	48	43
BKH	Bad Karlshafen (Reinhardswald)	03.08.2022	51.60686	9.48007	48	48	48
BRE	Breidenbach (Ederbergland)	14.07.2022	50.89303	8.46943	48	32	38
BRO	Bromskirchen (Rothaargebirge)	08.08.2022	51.0803	8.55647	48	39	39
DIE	Diemelstadt (Diemelland)	12.08.2022	51.47283	8.99098	48	48	48
ECH	Echzell (Wetterau)	17.07.2022	50.38583	8.91244	48	48	48
EDE	Edertal (Edertal)	12.08.2022	51.18795	9.15673	48	48	48
ERB	Erbach (Odenwald)	08.07.2022	49.62362	9.04113	48	48	48
FRA	Frankenberg (Eder)	08.08.2022	51.10831	8.72975	48	48	48
GER	Gersfeld (Rhön)	28.08.2022	50.42891	9.81366	48	48	48
GNH	Gernsheim (Rhein)	30.08.2022	49.74399	8.53622	48	48	48
GRU	Gründau (Kinzigtal)	14.07.2022	50.23778	9.1707	48	48	48
HAB	Habichtswald (Habichtswald)	12.08.2022	51.31725	9.34416	48	48	43
HAU	Hausen (Hoher Meißner)	05.08.2022	51.21253	9.83969	48	48	48
HDR	Heidenrod (Hintertaunus)	03.07.2022	50.16236	7.93049	48	48	48
HEL	Helsa (Kaufunger Wald)	05.08.2022	51.24955	9.72468	48	48	47
HER	Herchenhain (Vogelsberg)	15.07.2022	50.48516	9.27948	48	48	48
HFD	Bad Hersfeld (Fulda-Haune-Tafelland)	27.08.2022	50.82282	9.68402	48	48	48
HIL	Hilders (Rhön)	28.08.2022	50.53928	10.03303	48	43	48
KEL	Frankenau (Kellerwald)	08.08.2022	51.1066	8.95217	48	48	48
KLO	Kloster Eberbach (Rheingau-Taunus)	13.08.2022	50.04047	8.04712	44	28	9
KVB	KVB Königstein (Taunus)	13.07.2022	50.17246	8.47606	48	44	30

LBW	Lennebergwald (Rheinhesisches Hügelland)	19.07.2022	50.01198	8.17857	48	48	48
LFS	Laufenselden (Wispertaunus)	13.08.2022	50.20207	8.00968	48	30	48
LIN	Linden (Gießen)	15.07.2022	50.54355	8.66296	48	45	41
MAL	Malsfeld (Knüllwald)	27.08.2022	51.07182	9.52365	48	48	48
MOE	Mönchbruch (Rüsselsheim)	01.07.2022	49.97779	8.50093	48	40	48
NID	Niddaquelle (Vogelsberg)	15.07.2022	50.52857	9.22654	48	48	48
OBE	Oberurff (Kellerwald)	11.08.2022	51.0549	9.1478	48	31	42
ORB	Bad Orb (Spessart)	14.07.2022	50.20832	9.40744	48	48	48
PFA	Pfaffenwiesbach (Taunus)	12.07.2022	50.3304	8.63231	48	48	48
RAB	Rabengrund (Wiesbaden)	03.07.2022	50.11532	8.21011	48	48	48
REI	Reichelsheim (Odenwald)	08.07.2022	49.72542	8.7993	48	48	48
RIM	Rimmels (Rhön)	28.08.2022	50.61688	9.81387	48	48	48
RUN	Runkel (Hintertaunus)	17.07.2022	50.43365	8.19531	48	40	48
SCH	Schwabendorf (Marburger Land)	12.08.2022	50.89391	8.88598	48	28	35
SEL	Seligenstadt (Rhein-Main)	06.07.2022	50.02188	8.94307	48	48	48
SIN	Sinntal (Spessart)	10.07.2022	50.32824	9.6612	48	48	48
VIE	Viernheim (Bergstraße)	01.07.2022	49.55847	8.58083	48	48	48
WAL	Wald- Michelbach (Odenwald)	08.07.2022	49.51163	8.86074	48	48	48
WEH	Wehrheim (Taunus)	12.07.2022	50.28904	8.59114	38	48	48
WIL	Willingen (Upland)	02.08.2022	51.26735	8.64732	48	48	48

Alle anderen erhobenen Daten wurden bzw. werden zusammen mit den entsprechenden Publikationen in öffentlich zugänglichen Repositorien der europäischen Union (ENA, Zenodo) entsprechend der FAIR Prinzipien verfügbar gemacht.